ISSN 0716 - 0178



MINISTERIO DE EDUCACION PUBLICA
DIRECCION DE BIBLIOTECAS, ARCHIVOS Y MUSEOS



ANALES
MUSEO de HISTORIA NATURAL de VALPARAISO

CHILE



ACTAS DEL X CONGRESO LATINOAMERICANO DE ZOOLOGIA
TOMO I

| ISSN 0716 - 0178 | An. Mus. Hist. Nat. | Vol. 17 | 1986 | Valparaíso | Chile |

ISSN 0716 - 0178



MINISTERIO DE EDUCACION PUBLICA
DIRECCION DE BIBLIOTECAS, ARCHIVOS Y MUSEOS

ANALES
MUSEO de HISTORIA NATURAL de VALPARAISO

CHILE

ACTAS DEL X CONGRESO LATINOAMERICANO DE ZOOLOGIA
TOMO I

| ISSN 0716 - 0178 | An. Mus. Hist. Nat. | Vol. 17 | 1986 | Valparaíso | Chile |



EDICIONES DE LA DIRECCION DE BIBLIOTECAS ARCHIVOS Y MUSEOS

ANALES DEL MUSEO DE HISTORIA NATURAL DE VALPARAISO

Coordinador de la Edición

FRANCISCO SAIZ GUTIERREZ
Universidad Católica de Valparaíso
Ecología Casilla 4059 - Valparaíso - Chile

Edición de 600 ejemplares
Museo de Historia Natural de Valparaíso
Calle Valparaíso 155 Casilla 925 Teléfono 977300
Viña del Mar - Chile
1987

Edición financiada por

Food and Agriculture Organization (FAO)
Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente (PNUMA)
World Wildlife Fund (WWF)

ANALES
DEL
MUSEO DE HISTORIA NATURAL

Vol. 17 VALPARAISO * CHILE 1986

INDICE

CONFERENCIAS

SIMPOSIOS

COMISION PERMANENTE DE LOS CONGRESOS LATINOAMERICANOS DE ZOOLOGIA (1983 - 1986)

Presidente	Francisco Sáiz
Secretario	Pedro Aguilar
Vicepresidéntes	M. Josefina Mernes
	Alberto Cadena

Delegados:

Argentina	Sixto Coscarón, Abraham Willink
Bolivia	Pendiente
Brasil	Fernando Días de Avila Pires, Jeús Moure
Colombia	Alberto Cadena, Jorge Hernández
Costa Rica	Yolanda Matamoros
Cuba	Orlando Torres
Chile	Francisco Sáiz, Hugo Campos
El Salvador	Zulma de Mendoza
Ecuador	Eugenia del Pino, Oswaldo Báez
México	Gonzalo Halffter, Pedro Reyes-Castillo
Panamá	Jorge Ventocilla
Paraguay	M. Josefina Mernes, Isabel Gamarra
Puerto Rico	Juan A. Rivero
Perú	Pedro Aguilar, Percy Jiménez
Uruguay	Raúl Vaz Ferreira, Ethel Rodríguez
Venezuela	Pedro J. Salinas, Johany Ojasti

COMISION ORGANIZADORA DEL X CONGRESO LATINOAMERICANO DE ZOOLOGIA (20 - 26 DE OCTUBRE DE 1986)

Presidente	Francisco Sáiz G.
Vicepresidente	Hugo Campos C.
Tesorero	Luis Zúñiga M.
Directores:	Jorge Artigas C.
	Nibaldo Bahamonde N.
	Víctor Cabezas B.
	Eduardo de la Hoz U.
	Nicolás Rozbaczylo N.
	Patricio Sánchez R.
	Alfredo Sanhueza S.
	Francisco Silva G.
	Angel Spotorno O.
	José Valencia D.
	Alberto Veloso M.

INSTITUCIONES PATROCINANTES

NACIONALES

- Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnológica (CONICYT)
- Consejo de Rectores de Universidades Chilenas
- Corporación Nacional Forestal
- Dirección de Bibliotecas, Archivos y Museos
- Ilustre Municipalidad de Valparaíso
- Ilustre Municipalidad de Viña del Mar
- Instituto Antártico Chileno
- Instituto Profesional de Chillán
- Ministerio de Relaciones Exteriores
- Pontificia Universidad Católica de Chile
- Sociedad de Biología de Chile
- Subsecretaría de Pesca
- Servicio Nacional de Turismo
- Universidad Austral de Chile
- Universidad Católica de Valparaíso
- Universidad de Concepción
- Universidad de Chile
- Universidad del Norte

EXTRANJERAS

- Food and Agriculture Organization (FAO)
- Fundación Charles Darwin para las Islas Galápagos
- Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente (PNUMA).
- Pontificia Universidad Católica del Ecuador
- Smithsonian Tropical Research Institute, Panamá
- UNESCO (Oficina Regional de Ciencias y Tecnología para América Latina y el Caribe)
- World Wildlife Fund (W.W.F.)

INSTITUCIONES COLABORADORAS

- Ministerio de Relaciones Exteriores de Chile
- Fundación Mundial para la Vida Silvestre (W.W.F.)
- Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO).
- Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente (PNUMA).
- Subsecretaría de Pesca, Chile
- Universidad Católica de Valparaíso, Chile
- Corporación Nacional Forestal, V Región, Chile
- Isapre Colmena Golden-Cross
- Lan Chile
- Municipalidad de Viña del Mar
- Municipalidad de Valparaíso
- Consejo Nacional de Investigación Científica y Tecnológica (CONICYT)
- Ivens Ltda.
- Equilab



SOBRE EL LOGOTIPO

El logotipo del X Congreso Latinoamericano de Zoología ha sido extraído de la mitología de la isla de Chiloé, mitología de una riqueza extraordinaria. El representa el Basilisco.

Narciso García en "Tesoro Mitológico del Archipiélago de Chiloé", lo describe de la siguiente forma:

" "Para muchos, Basilisco o Facilisco, es un culebrón con cresta de gallo; para otros, se trata de un gallito pequeño, por lo general colorado, con una cresta bastante grandota.

Habita debajo del enraje de las casas campesinas, y por las noches abandona su escondrijo para chupar la flema de las personas dormidas, quienes, por tal motivo, comienzan a enflaquecer o como se dice, a "amaantarse" y "les carga la tos seca" y terminan por morir "secos".

En la casa a la cual ha entrado el Basilisco, son muy pocos los moradores que se libran de la temida "tos seca".

Este raro sujeto de la mitología, proviene de un huevo muy pequeño puesto por una gallina de más de siete años de edad y en algunos casos, por un gallo muy viejo.

A este singular huevo "maleficioso", suele llamársele en algunas localidades, "huevo pichén".

Antes de poner tal huevo, las gallinas comienzan a cantar como gallo y si no se las mata a tiempo se corre el riesgo de que alcance a depositar su huevecillo y de él nazca el fatídico culebrón que irá a alojarse bajo la casa para seguir allí su evolución hasta convertirse en el "Gallo Basilisco".

Si se desea evitar tal peligroso huésped, debe destruirse inmediatamente el huevo, quemándolo en el fogón".

El mismo autor añade que "con el Basilisco se explica el agravamiento de los enfermos de tuberculosis, los accesos nocturnos de tos y los frecuentes principios de asfixia de los asmáticos, a quienes, según la creencia popular, aplastaría durante el sueño" ".

La representación gráfica fue diseñada por el Sr. Guillermo Ganga.

CALENDARIO DE ACTIVIDADES

Inscripciones, conferencias y simposios

Lunes 20 de Octubre de 1986

08.00 - 12.00 hrs. Inscripciones

12.00 - 13.20 hrs. **Conferencias**
Nelson Papavero: Introducción histórica a la Biogeografía.
Boris Jorquera: Biología reproductiva del género *Rhinoderma*.

19.30 - 21.00 hrs. Acto inaugural.

Martes 21 de Octubre

12.00 - 13.20 hrs. **Conferencias**
Edward O. Wiley: La sistemática en la revolución darwiniana.
Nelson Díaz: Biosistemática de los Leptodactylidae chilenos.

14.20 - 16.40 hrs. **Simposios**
Ecología Experimental, consideraciones filosóficas y metodológicas.
Zoogeografía Neotropical.

19.00 - 20.20 hrs. **Conferencias**
Dolores Selga: Las biocenosis de colémbolos como indicadores de variaciones edáficas.
Fernando Díaz de Avila Pires: Mamíferos como reservatorio de zoonosis.

Miércoles 22 de Octubre

10.00 - 19.00 hrs. Salida a terreno al Parque Nacional La Campana, sector Ocoa.

Jueves 23 de Octubre

12.00 - 13.20 hrs. **Conferencia**
Eviatar Nevo: Adaptative speciation at the molecular and organismal levels of subterranean mammals.

14.20 - 16.40 hrs. **Simposios**
Dinámica poblacional de recursos acuáticos.
Fauna silvestre latinoamericana. El costo de la conservación.

19.00 - 20.20 hrs. **Conferencias**
Ernst Fitkau: La fauna del bosque de lluvia neotropical, un esbozo ecológico para la comprensión de su estructura y composición.
Angel Spotorno: Heterocronía, ecología y evolución de las especies de *Abrothrix* (Rodentia, Cricetidae).

Viernes 24 de Octubre

12.00 - 13.20 hrs. **Conferencias**
Abraham Willink: Insectos sociales. Una perspectiva actual de su estudio.

14.20 - 16.40 hrs. **Simposios**
Vertebrados Plaga.
Sistemática y Ecología de Anfibios y Reptiles Neotropicales.

21.00 hrs. Cena de Clausura.

Sábado 25 de Octubre

13.00 hrs. Acto de Clausura del X Congreso Latinoamericano de Zoología.

Comunicaciones Libres

Lunes 20 de Octubre

14.20 - 16.20 hrs. Insectos - Taxonomía
Roedores - Taxonomía - Genética
Anfibios - General
Mamíferos - Etología

16.40 - 18.40 hrs. Insectos - Taxonomía
Roedores - Zoogeografía - Uso del espacio
Reptiles - Morfología - Biología

	Peces - Morfología

Martes 21 de Octubre

08.00 - 12.00 hrs.	Presentación de Paneles
08.00 - 09.40 hrs.	Aves - Alimentación Insectos - Alimentación - Biología Parasitismo - Humano Crustáceos - Taxonomía
10.00 - 11.40 hrs.	Aves - Alimentación - Valor Nutricional Mamíferos - Alimentación Parasitismo - Peces Crustáceos - Etología
17.00 - 18.40 hrs.	Aves - Comunidades Mamíferos - Ecología Reptiles - Taxonomía Crustáceos - Desarrollo

Miércoles 22 de Octubre

08.00 - 09.40 hrs.	Peces - Taxonomía Fisiología - Peces - Crustáceos - Reptiles Artrópodos - Comunidades Vertebrados - Etología - Videos

Jueves 23 de Octubre

08.00 - 12.00 hrs.	Presentación de Paneles
08.00 - 09.40 hrs.	Aves - Etología Mamíferos - Manejo Peces - Manejo Crustáceos - Biología
10.00 - 11.40 hrs.	Aves - Población Mamíferos - Manejo Moluscos - Biología - Taxonomía Crustáceos - Taxonomía - Biología
17.00 - 18.40 hrs.	Aves - Manejo Roedores - Ecología Moluscos - Biología - Taxonomía Morfometría - Crustáceos - Insectos

Viernes 24 de Octubre

08.00 - 09.40 hrs.	Mamíferos - Musculatura - ADN Peces - Taxonomía Embriología - Peces Insectos - Hormigas
10.00 - 11.40 hrs.	Mamíferos - Ciclo reproductivo - Distribución Peces - Evolución Embriología - Roedores - Peces - Anfibios - Aves Biología - Comunidades.
17.00 - 19.20 hrs.	Vertebrados - Plaga Reptiles - Taxonomía - Etología - Evolución Invertebrados Marinos Insectos - Biología - Etología
19.20 - 20.20 hrs.	Uso espacio - Vertebrados Fisiología - Roedores - Aves Insectos - Control Arácnidos

Sábado 25 de Octubre

08.00 - 10.00 hrs.	Peces - Biología - Morfología Mamíferos - Población Moluscos - Biología Población - Parasitismo Varios
10.20 - 12.20 hrs.	Peces - Biología - Taxonomía Roedores - Alimentación Pinnipedios Parasitismo - Peces

Cursillos

Sesiones Martes, Jueves y Viernes desde 20.30 hrs.

Edward Wiley: Aspectos de Sistemática Filogenética.
Fernando de Avila Pires: Mamíferos en la Salud Pública.

Reunión de Comisión Permanente de los Congresos Latinoamericanos de Zoología.
Jueves 23 de Octubre de 1986 a las 20.30 hrs.

ACTO INAUGURAL

El Acto Inaugural del X Congreso Latinoamericano de Zoología fue presidido por la Mesa compuesta por los Señores:

JUAN ENRIQUE FROEMEL
Rector de la Universidad Católica de Valparaíso.

FRANCISCO SAIZ
Presidente de la Comisión Organizadora del
X Congreso Latinoamericano de Zoología.

ABRAHAM WILLINK
Representante de los participantes extranjeros.

JESUS S. MOURE
Representantes de los fundadores de los
Congresos Latinoamericanos de Zoología

HUGO CAMPOS
Vicepresidente de la Comisión Organizadora del
X Congreso Latinoamericano de Zoología.

Los discursos de bienvenida y de inauguración del X Congreso Latinoamericano de Zoología estuvieron a cargo de los Señores Juan Enrique Froemel, Abraham Willink y Francisco Sáiz.

El Acto culminó con la actuación de la folclorista Margot Loyola, profesora de la Universidad Católica de Valparaíso, quien hizo un recuento de la diversidad de expresiones de música y baile existentes en Chile, así como de la evolución de algunas expresiones en particular.

PALABRAS DEL SR. JUAN ENRIQUE FROEMEL A.,
Rector de la Universidad Católica de Valparaíso.

Me han encomendado pronunciar, hoy, las palabras con que la Universidad Católica de Valparaíso, por una parte da la bienvenida a los participantes en este Congreso y, por otra parte, de alguna manera se espera que destaque algunos de los puntos principales que dan trascendencia a este encuentro latinoamericano, en un área, que es esencialmente una de las más propiamente científicas.

Hemos estimado de importancia el destacar algunos puntos que creemos hacen este encuentro, en este momento, en nuestro país, especialmente significativo. Creemos que lo primero dice relación con la condición particular de la ciencia a la cual se refiere el Congreso. Hoy día se inaugura el X Congreso Latinoamericano de Zoología, lo cual implica que estamos ante un evento que congrega a especialistas primordialmente dedicados a la investigación básica. Esto, en las circunstancias que vivimos las instituciones de Educación Superior en Chile, nos lleva de alguna forma a establecer una suerte de mentís a la idea, que muchos sustentan, en cuanto a que la investigación en los países en desarrollo debe orientarse primariamente a formas aplicadas y no a formas básicas.

Como lo dijera Igor Saavedra, tiempo atrás, creemos que la ciencia, especialmente en su rol de investigación básica, va más allá de las investigaciones mismas, pues se constituye en parte importante de la formación de las generaciones, en este caso de chilenos, en una suerte de aprendizaje de un lenguaje sin el cual nuestros países seguirán permaneciendo "en desarrollo" o, para ser más crudos y más francos seguirán siendo "subdesarrollados".

En segundo lugar, creemos que es importante que este Congreso se realice en Chile, dado el hecho de que entrega su reconocimiento continental a nuestros científicos y a la calidad de la actividad científica nacional, la cual, a veces, por falta de perspectiva, su magnitud e importancia no es evidente, a quienes vivimos en Chile.

Importante es también el Congreso porque se realiza en nuestra Región, la V de Chile, la Región de Valparaíso. ¿Por qué? Principalmente porque, a nivel nacional, existe el concepto de que somos una región deprimida, una región que vive de alguna forma de lo que ha sido y no de lo que es y lo que puede ser. Pero esto también es un poco la eterna costumbre del chileno de mirar los detalles y no mirar el todo. Somos en este momento en Chile, la región que tiene el mayor número de instituciones universitarias en el país, a excepción de la Región Metropolitana. Somos, por otra parte, la región que tiene un mayor número de académicos por habitante y somos la que tiene un mayor número de estudiantes universitarios por habitante.

Estimamos por eso que no es producto del azar el hecho de que este Congreso se inaugure hoy en Valparaíso.

Finalmente, tratando de ser lo más humildes posible, costándonos mucho, creemos que es importante que se inaugure bajo el alero de la Universidad Católica de Valparaíso. ¿Por qué? Porque creemos que nuestra Universidad es una síntesis maravillosa de distintos campos, de distintos enfoques y de distintos procederes.

Pensamos que somos una Universidad distinta. Y en este sentido, el hecho de inaugurarse el Congreso hoy bajo nuestro alero, de alguna manera lo confirma.

Hecha esta breve reflexión respecto de cuáles son los puntos que estimamos dan trascendencia a esta ocasión, además de la investigación que está detrás y que es la que da mayor trascendencia al evento, hemos querido referirnos a algunos puntos que nos parecen son de especial importancia y de especial actualidad en nuestro medio, hoy.

Hemos querido referirnos, muy brevemente, a lo que en este instante significa, lo que es y lo que puede ser la función de la investigación en la Universidad en nuestro país.

Concebimos la investigación, antes que nada, como una búsqueda de la verdad, como objetivo primario de la ciencia. Creemos que cualquier otro sentido de la ciencia, y por ende de la investigación, son solamente accesorios y no esenciales.

En segundo lugar, estimamos que la investigación aplicada es una de las ramas o de las formas de investigar, pero no necesariamente la única. Si fuéramos puristas y quisiéramos ir a la raíz de las cosas, quizás llegáramos a una conclusión aún más estricta y concluyente.

Creemos, por otra parte, que la única forma en que se puede dar propiedad a la investigación, y por ende a la ciencia, es a través de la rigurosidad de los métodos y de la honestidad de las conclusiones. Creemos que el usar de otros medios, de alguna manera puede traicionar el espíritu de la ciencia.

Pensamos que en el ámbito universitario la investigación es un complemento imprescindible de la docencia, y es por eso que vemos con especial placer de que en el día de hoy, hayan estudiantes asistiendo a este Congreso.

Por otra parte; estimamos que la investigación es una función esencial de la Universidad, no así de otras instituciones, y es por eso que creemos que el lugar más propio para la investigación científica es precisamente la Universidad.

Pero, lamentablemente en nuestro mundo moderno como diría yo, desde el comienzo del mundo, ha sido real y verdadero el hecho de que, de alguna forma los medios limitan a los fines. Y el más grave problema que enfrenta la investigación científica en este instante es el problema del financiamiento.

Hemos vivido en nuestro país distintas formas, que han ido desde el financiamiento estatal directo por muchos años, hasta ideas nuevas que en este instante tienden a germinar.

Creo que hay algo claro y es que el financiamiento para la investigación científica nunca será suficiente. Por ende, todo aquello que propenda a aumentarlo, en la medida que no traicione a la esencia de la investigación, es válido y es relevante.

En lo que sí nos surge la duda, en este momento, es sobre la conveniencia de exigirle a la investigación que se ajuste a criterios de eficiencia y de eficacia en esquemas primariamente competitivos.

¿Por qué creemos que no es propio? Porque pensamos que la investigación, al ajustarse a este tipo de criterios, corre el riesgo de convertirse en su propia némesis, al sesgar desde la partida los resultados de cada investigación. Creemos que la única forma de garantizar eficiencia y eficacia en la investigación, es como dije recién, ser rigurosos en los métodos y ser honestos en las conclusiones.

Por otra parte, creemos que el hecho de establecer una competitividad exagerada, conspira contra la posibilidad de tener una comunidad de investigadores, que en gran medida son la esencia de la Universidad. Ello, lamentablemente, implicaría que la comunidad universitaria se atomice y se pierda la necesaria comunicación e intercambio entre quienes hacen ciencia. Creemos también que con esto tiende a perderse algo que la Universidad garantiza y que es la posibilidad de hacer la Universidad y la ciencia con enfoque interdisciplinario. Creemos que los efectos sobre las ciencias básicas, sobre las ciencias sociales, sobre las humanidades y sobre la filosofía serían tan graves que no nos atrevemos a pronosticarlos.

Queremos formular un deseo en este instante, que estas sean sólo ideas y no se transformen, en nuestro medio, en hechos. Como Universidad Católica tenemos confianza en Dios, y esperamos que en este trance nos va a dar una vez más, su mano.

Quisiera finalizar, muy brevemente, dándoles la bienvenida a quienes hoy día han llegado a nuestra ciudad, deseándoles el mejor de los éxitos. Creo que lo tienen enormemente garantizado por el hecho de que ya investigaron y ya concluyeron.

Quisiera felicitar a quienes organizaron el evento, especialmente a su Presidente, Profesor Francisco Sáiz. La Universidad se enorgullece, por esta y por otras razones, en contarlo entre sus académicos.

Esperamos que aprovechen de gozar de lo que esta región puede entregarles y, por otra parte, que se vayan con una imagen que realmente haga justicia a la realidad tan querida, pero no siempre tan mostrada y demostrada de nuestra Universidad.

Solamente esto, y desearles que cuando retornen a sus tierras, a sus países, a sus ciudades, se lleven un saludo cariñoso y fraterno de esta tierra larga, esta tierra al lado del mar, que se llama Chile.

Muchas Gracias.

PALABRAS DEL SR. ABRAHAM WILLINK P.,
representante de los participantes extranjeros

Nos parece ayer que los zoólogos latinoamericanos nos reuníamos por primera vez en el primer Congreso Latinoamericano de Zoología, en la ciudad de la Plata en 1959. Han pasado 27 años y hemos ya llegado al 10º Congreso, habiendo pasado por Sao Paulo, Santiago en este mismo país, Caracas, Montevideo, México, Tucumán, Mérida en Venezuela y Arequipa. Con un Comité Permanente y representantes de todos los países, se dió la cohesión necesaria, como para que se mantuviera la continuidad y no se interrumpieran. Suponemos que, después de todos estos años, estas reuniones se han afianzado definitivamente y constituyen ya un hito que todos tenemos marcado en nuestra agenda, podamos participar o no. Vamos bastante adelantados en la segunda ronda, ya que como ha pasado con Uds. que lo repiten apenas pasados 20 años del anterior, cuando nos reunimos en Santiago; se repitieron en Argentina, con La Plata y Tucumán, y Venezuela con Caracas y Mérida. Hace algunos años, que lo organizamos en Tucumán y sabemos por lo tanto lo que eso significa y es por eso que admiramos a los que se animan a asumir esa responsabilidad como lo han hecho nuestros huéspedes chilenos en esta oportunidad. En el fondo todos nosotros siempre tenemos la esperanza de que el próximo Congreso se realizará en condiciones económicas más holgadas para el país organizador, pero vemos que eso nunca es el caso. Nuestros países tienen cada vez más problemas en ese sentido por lo que el reconocimiento a nuestros colegas chilenos se aumenta, por el tremendo esfuerzo realizado para llevar a buen término esta reunión. Sabemos también que además del trabajo personal, que les habrá costado más de una noche de insomnio a todos los organizadores, hubo el apoyo material y espiritual de gran cantidad de instituciones locales y extranjeras, a las que también hacemos llegar nuestro sincero reconocimiento. Sin esa colaboración no nos sería ahora posible sentarnos acá y volver a estrechar vínculos y confraternizar con nuestros colegas latinoamericanos y aquellos que nos acompañan de otros países del mundo. El término más adecuado es siempre el más simple, por lo que decimos Gracias ¡Muchas gracias! Dr. Saiz, Dr. Campos, Dr. Zúñiga, y todos aquellos que los acompañaron en esta difícil y fructífera circunstancia.

Y espero me permitan una corta digresión en lo que hace a nuestra querida ciencia, corriendo claro el riesgo de repetir lo que algún otro pudo haber ya dicho aquí, o que nosotros

mismos hemos expresado en alguna otra parte. Es evidente que todos, o por lo menos la mayoría de nosotros, estamos representando países llamados en desarrollo. Estoy convencido sin embargo que individualmente la mayor parte de quienes cultivan cualquier disciplina biológica en América Latina, no se encuentran a menor nivel que los investigadores de los países desarrollados. El problema fundamental reside más bien en las posibilidades técnicas y materiales con que cuentan unos y otros.

Cuando viajamos por Europa o Estados Unidos, admiramos con un dejo de envidia esos laboratorios tan perfectamente montados, con equipos modernos y completos, ayudantes de laboratorios y técnicos numerosos y eficientes; esas bibliotecas en las que no falta nada y se mantienen siempre al día. Allí todo es fácil, todo se consigue rápidamente, todo está donde y cuando se lo necesita. ¿Qué sucede sin embargo con nosotros? Y creo poder generalizar en lo que hace a otros países latinoamericanos, si los comparamos con la Argentina, que conozco bastante bien. En primer lugar somos muy pocos para hacer de todo, debemos estar al día en la ciencias que cultivamos, debemos formar discípulos, debemos publicar. A ello se suma que las publicaciones tienen precios cada vez más altos y las revistas extranjeras, por falta de fondos, quedan incompletas en las bibliotecas de nuestras instituciones. Queremos publicar nuestros trabajos y cada vez se hace más difícil por los costos de impresión día a día mayores por lo que el mismo interesado, que apenas le alcanza su magro sueldo para vivir, debe todavía desembolsar para solventar su propia publicación. Los viajes de estudio y recolección para nosotros, nuestros jóvenes estudiantes y colaboradores se ven dificultados por el factor económico. Trabajos de experimentación frecuentemente deben suspenderse por falta de equipamiento o de drogas. Esto, como podrán comprender, no es una crítica a nuestro sistema, sino que es la expresión de una realidad que a todos nos afecta y que esperamos pacientemente algún día mejore. A lo que quiero llegar es que, a pesar de estos inconvenientes, de la frondosa burocracia oficial que nos caracteriza normalmente, de los cambios en materia de política científica, o hasta la falta total de esa política, a pesar de ello, es mucho lo que se ha hecho y se hace en nuestros países en el campo de la investigación zoológica.

Nos falta mucho por hacer y lograr indudablemente, pero esto no se consigue solo critricando, sino dando soluciones. Insisto que para nuestras naciones es de fundamental importancia que nuestros jóvenes, todos nuestros jóvenes investigadores con condiciones demostradas o puedan viajar al exterior y tener la posibilidad de completar su formación en centros de excelencia, de los que nosotros en general y especialmente en determinados campos, carecemos o que podamos traer especialistas imaginativos que puedan completar su formación. Convenzamos a nuestros gobiernos que una vez que se hizo bien la selección la inversión es indudablemente blemente redituable. En esta forma y en no más de 10 años podemos tener un plantel de investigadores del mejor nivel, con lo que habremos enriquecido al país. Claro que además debemos luego apoyarlos y no cerrarles las puertas por el temor a la competencia; indudablemente tendrán una formación mucho mejor que la mayoría de nosotros, pero de eso debemos alegrarnos y enorgullecernos.

Nuestra ciencia es una ciencia de vocación, pero de vocación auténtica y duradera. Es un motor que llevamos dentro y nos empuja hacia adelante y que no debe ni puede tener fallas. Creo que todos nosotros -los zoólogos- sin excepción, sentimos por nuestra ciencia ese amor que hizo decir a un colega: "nosotros, los hombres de ciencia somos personas afortunadas, tenemos un "hobby" y todavía nos pagan por ello". Claro que de ese "hobby" hay que vivir y generalmente, por lo menos en nuestro país, no es de ninguna manera adecuadamente retribuído. Un gran hombre de ciencia argentino, el Dr. Bernardo Houssay, premio nobel de Medicina, enumeró alguna vez en una conferencia las cualidades que debía tener un buen investigador, entre las que mencionaba: la vocación auténtica, la dedicación constante e intensa, idealismo, generosidad para dar todo lo que se sabe, sin retinencias ni ocultamiento, iniciativa, imaginación creadora, devoción por la verdad y espíritu de justicia, modestia para nunca sobrevalorarse, laboriosidad, fé en todo aquello que sea digno, sincero y puro. Según él la investigación no es actividad para pesimistas y escépticos. Hermosas ideas todas, que convendría fijáramos como meta de nuestra vida científica, y a la que yo agregaría todavía la autenticidad que me parece uno de los más grandes valores humanos y desterrar, pero de raíz, la mediocridad y sus cultores. Creo no equivocarme si digo que todos los zoólogos cuentan por lo menos con algunas de esas cualidades, pero estas le deben ser reconocidas.

Mucho se ha hablado siempre sobre las ciencias básicas y aplicadas, pero creo sinceramente que la importancia de la brecha que entre ellas existe, se ha exagerado en forma anormal. Sin ciencia básica no hay ciencia aplicada como se ha demostrado en numerosas oportunidades. Una investigación al parecer sin más finalidad que la de llevar a un conocimiento más profundo

sobre determinado tema puede llevar inesperadamente a un descubrimiento que revoluciona la ciencia o la técnica. No se puede ni se debe de ninguna manera eliminar aquellas investigaciones que, "a priori" se supone que no van a llevar a un fin utilitario, ni satisfacer alguna necesidad material del hombre. Se puede vivir sin el arte, sin la música, sin la literatura, pero es indudablemente eso lo que nos ha alejado del hombre primitivo. Debemos apoyar sin retaceos a todo aquel que demuestre condiciones relevantes para la investigación, a todos aquellos capacitados para seguir detrás de un destello o luchar con curiosidad indomable, sin exigirle como retribución que sus estudios persigan un fin práctico.

La Ciencia y la Tecnología constituyen el eje alrededor del cual se mueve el engranaje del cual depende el progreso de una nación; si las descuidamos, todo se derrumba, si las apoyamos y valorizamos adecuadamente llegaremos poco a poco a debilitar y finalmente eliminar los lazos de dependencia con países más desarrollados que los nuestros. La investigación en estos dos campos es un quehacer de fundamental importancia para nuestro progreso. Todo lo que se pueda dar para la educación y la investigación, nunca es suficiente; el desarrollo de un país, su bienestar y su independencia dependen de ella. La selección del personal que va a llevar a cabo la investigación debe ser muy cuidadosa, pero cuando se está seguro de las posibilidades del material humano seleccionado, entonces hay que apoyarlo sin reservas, darle estabilidad en el cargo, tranquilidad material y no abandonarlo en medio del camino. Cuántas frustraciones hemos podido comprobar porque no se tuvieron en cuenta estas reglas; tratemos entonces de considerarlas como un principio fundamental y básico.

Estamos seguros de que de estas reuniones que hoy iniciamos saldrán resultados fructíferos, y que con los trabajos, los paneles, las conferencias y los simposios, además del contacto diario, la discusión serena, la crítica sana, daremos un paso adelante en nuestra querida ciencia, la Zoología. Que nuestros gobiernos oigan nuestra voz y la consideren válida; que la conservación y la protección de nuestra fauna no solo se discuta sobre el papel, sino que sea una realidad tangible; que nuestras bibliotecas puedan, dentro de sus posibilidades, mantenerse al día; que se dé al zoólogo el lugar que merece, que pueda tener tranquilidad espiritual y material para desarrollar libremente sus investigaciones.

Pero recordemos también que es nuestro deber ineludible, dedicar todos nuestros esfuerzos, todos nuestros afanes, toda nuestra fuerza para que esa ciencia ocupe merecidamente el lugar de privilegio que le adjudicamos.

Y como un emocionado homenaje a este hermoso país que visitamos y a su naturaleza rica y cambiante quiero terminar con Pablo Neruda que hace, según mi opinión, la más maravillosa descripción posible de sus bosques australes diciendo . . . "Bajo los volcanes, junto a los ventisqueros, entre los grandes lagos, el fragante, el silencioso, el enmarañado bosque chileno... Se hunden los pies en el follaje muerto, crepitó una rama quebradiza, los gigantescos raulíes levantan su encrespada estatura, un pájaro de la selva fría cruza, aletea, se detiene entre los sombríos ramajes. Y luego desde su escondite suena como un oboe ... Me entra por las narices hasta el alma el aroma salvaje del laurel, el aroma oscuro del boldo ... El ciprés de las Guaitecas intercepta mi paso ... Es un mundo vertical: una nación de pájaros, una muchedumbre de hojas ... Tropiezo en una piedra, escarbo la cavidad descubierta, una inmensa araña de cabellera roja me mira con ojos fijos, inmóvil, grande como un cangrejo ... Un cárabo dorado me lanza su emanación mefítica, mientras desaparece como un relámpago su radiante arco iris ... Al pasar, cruzo un bosque de helechos mucho más alto que mi persona: se me dejan caer en la cara sesenta lágrimas desde sus verdes ojos fríos, y detrás de mi quedan por mucho tiempo temblando sus abanicos ... Un tronco podrido: que tesoro ... Hongos negros y azules le han dado orejas, rojas plantas parásitas lo han colmado de rubíes, otras plantas perezosas le han prestado sus barbas y brota, veloz una culebra desde sus entrañas podridas, como una emanación, como que al tronco muerto se le escapara el alma ... Se yerguen sobre la alfombra de la selva secreta, y cada uno de los follajes, lineal, encrespado, ramoso, lanceolado tiene un estilo diferente, como cortado por una tijera de movimientos infinitos ... Una barranca; bajo el agua transparente se desliza sobre el granito y el jaspe ... Vuela una mariposa pura como un limón, danzando entre el agua y la luz ... A mi lado me saludan con sus cabecitas amarillas las infinitas calceolarias ... En la altura como gotas arteriales de la selva mágica se cimbran los copihues rojos (Lapageria Rosea) ... El copihue rojo es la flor de la sangre, el copihue blanco es la flor de la nieve ... En un temblor de hojas atravesó el silencio la velocidad de un zorro, pero el silencio es la ley de estos follajes ... Apenas el grito lejano de un animal confuso ... La intersección penetrante de un pájaro escondido ... El universo vegetal susurra apenas hasta que una tempestad ponga en acción toda la música terrestre".

En nombre de todos los colegas extranjeros nuevamente ... Muchas gracias!!

PALABRAS DEL SR. FRANCISCO SAIZ G.
Presidente del X Congreso Latinoamericano de Zoologia.

Durante la realización del IX Congreso Latinoamericano de Zoología, en Arequipa, Perú, al adquirir el compromiso de presidir la organización de la décima versión de dicho evento científico, consideré como objetivos básicos de mi futura gestión los que expondré a continuación y cuyo logro hoy cabe empezar a analizar y evaluar

En primer lugar, estaba la intenciòn de comprometer en esta labor a toda la comunidad de científicos chilenos relacionados con el área de la zoología considerada en su más amplia expresión, propósito cumplido en su mayor parte.

El segundo objetivo pensado en aquel momento, fue lograr mantener la continuidad y regularidad de estos congresos tan especiales como son los nuestros, los que no requieren de rígidas instituciones para su subsistencia, sino que son el producto del verdadero deseo de reunirse y de comunicarse de los investigadores latinoamericanos, deseo inculcado por sus fundadores allá por 1959.

Me complace decir "objetivo en vías de ser satisfecho a partir de esta ceremonia", la cual también da inicio a la fase de relevo de mando para la organización de la undécima versión, cuya sede aquí será decidida.

El tercer propósito, en el cual nos detendremos un momento, pasó a ser la esencia misma del congreso, cual es ofrecer una verdadera instancia de discusión y de intercambio de informaciones y de ideas a los científicos latinoamericanos. Componentes básicos de este objetivo son: espacio, tiempo, participantes y nivel científico.

Para su logro, hemos hecho todos los esfuerzos posibles por ofrecer una amplia gama de conferencias y de simposios a cargo de connotados especialistas, a la vez que hemos tratado de fomentar al máximo la presentación de comunicaciones libres y de organizar las sesiones de trabajo en forma tal que se pueda obtener el máximo de provecho por la mayor parte de los participantes.

Este objetivo está cumplido en cuanto a gestar una adecuada instancia espacial y temporal de acción, la cual les estamos ofreciendo. El resto es tarea a ser materializada durante la realización del congreso y los actores responsables de esta etapa son ustedes, colegas latinoamericanos.

Permitidme que me detenga un poco en los actores, en los participantes latinoamericanos, los cuales no sólo deben existir y tener un nivel suficiente, sino también deben disponer de los recursos adecuados y de la libertad de investigación para que su producción sea la que corresponde. Además, deben tener la posibilidad concreta de asistir a este tipo de reuniones, si es su interés contrastar su labor con la de sus colegas.

Desgraciadamente, parecen existir serias limitantes a las condiciones y facilidades de trabajo de nuestros científicos, así como a sus posibilidades de participación en estos eventos.

Nuestra posición de organizador de un congreso de la naturaleza y amplitud del que estamos inaugurando, es ideal para captar el drama económico personal y de recursos de trabajo en que se debate la mayoría de los investigadores. Ello redunda, además de limitar las posibilidades de investigación y de su consecuente freno al nivel de excelencia, en la no participación de un considerable número de interesados y en la disminución de la importancia relativa de estos encuentros en su función de integradores y difusores de los avances logrados en los años transcurridos entre sus periódicas realizaciones.

Es penoso para un Comité Organizador ver cómo van quedando en el camino una gran cantidad de preinscritos, en la medida que se acerca la fecha de la inauguración del congreso, ante la imposibilidad de obtener recursos para viajar y ante la impotencia nuestra para ayudarlos a todos, a pesar de haber otorgado un considerable número de becas a científicos jóvenes.

Este problema está relacionado fundamentalmente con el ser y quehacer de las Universidades, pues es en estas instituciones donde está centrada la investigación científica en Latinoamérica. Es de sus políticas y de las políticas que a ellas se les aplique que depende nuestro futuro. Y el futuro no es para jugar con él.

Felizmente, aún hay organismos e instituciones que actúan como mecenas, permitiendo disminuir los factores negativos que se ciernen sobre nuestras acciones científicas y sobre nuestras reuniones. A ellos me referiré in extenso cuando estemos dando por terminado este congreso.

También, dentro de este tercer objetivo, y en relación con el intercambio de ideas y de conocimientos y lo que ello significa como progreso, es probable que el X Congreso Latinoamericano de Zoología se identifique como una condición de relevo dentro del proceso suce-

sional de la investigación científica en nuestra área en Latinoamérica. De relevo, pues aparentemente estamos frente a una nueva generación de científicos cuya producción no puede estar ajena al desarrollo de los programas de postgrado iniciados hace algunos años.

El desarrollo de tales programas ha permitido ir pasando del especialista-especialista, formado en el extranjero y trabajando en una isla, a los grupos de trabajo con un alto grado de integración y a una cobertura más completa de los diferentes aspectos de nuestro sustrato de investigación.

Ello llevará a futuro, si pueden continuar, a una mayor homogeneidad de los niveles científicos intra e interpaíses y a una menor dependencia de esquemas y recursos foráneos, los que generalmente son demasiado absorbentes.

Por último, dentro de este mismo objetivo, no puedo abstraerme del hecho que estamos insertos en un momento de alta sensibilidad conservacionista y de protección de algunas especies.

No tengo claro si se le dará la debida importancia a aquella que está sometida a mayor riesgo, el *Homo sapiens,* así sesudamente denominada por un *Homo sapiens,* y cuyo holotipo aparentemente está perdido.

El estudio de esta especie me parece primordial dentro del contexto conservacionista porque, tanto biológica como culturamente, es el regulador energético del mundo, y las acciones sobre flora y fauna estarán siempre condicionadas por la direccionalidad de la acción del hombre.

Esta especie, con sus ya 5 mil millones de individuos y su potencialidad de modificación de categoría geológica, es una máquina energética que utiliza como ingresos una parte muy reducida de la naturaleza viva y que masifica la producción de esa mínima parte en desmedro lógico y natural del resto. Sus egresos también llevan el sello de su individualidad y de su masividad y, por ende, sus efectos tienden a ser unidireccionales.

Me pregunto: ¿Podemos preservar sin tocar a la especie humana, o, dicho de otra manera, podemos preservar haciendo abstracción de la direccionalidad del impacto del hombre en la evolución de la naturaleza?, ¿No es hora de definir qué humanidad queremos para saber qué naturaleza deberíamos tener y actuar en consecuencia?, ¿Nuestra ciencia no debería estar impregnada de estas interrogantes?

Finalmente, como cuarto objetivo planteado a mi quehacer de organizador de este congreso, estaba fomentar el estrechamiento de lazos de amistad y de hermandad latinoamericana, íntimamente entrelazados con las colaboraciones e integraciones científicas que espero fructifiquen generosamente durante este evento y sean de tal calidad que no sólo perduren mucho tiempo, sino también sean gestoras de su propio incremento.

El cumplimiento de este objetivo requiere de la buena disposición de todos ustedes, requiere de la sencillez del sabio y de la paciencia y tolerancia del maestro, requiere de la generosidad del hombre-hombre que, más que en su realización concreta y particular, se realiza en su proyección en otros seres humanos, en la capacidad de hacer que los otros hagan, más que en hacerlo todo él y para él. Se requiere dejar de lado el dogmatismo en nuestras relaciones, aceptando que no sabemos todo, que no poseemos la verdad, que máximo sabemos algo que los otros no saben, pero que desconocemos mucho de lo que los otros conocen.

También es preciso reconocer que la investigación es un proceso de micrologros secuenciales que, a la vez que solucionan algunos problemas, crea nuevas y más importantes interrogantes. Que es un proceso en que estamos participando todos y al que todos deben concurrir con humildad, en su campo y a su nivel. La integración de pequeños y buenos aportes configura los grandes logros.

Colegas latinoamericanos, os ruego nos ayudéis a cumplir cabalmente las partes de los objetivos aún en suspenso para que las proyecciones científicas y humanas sean de real valor.

Es con placer que declaro inaugurado el X Congreso Latinoamericano de Zoología. El Congreso es vuestro.

GRACIAS.

ACTO DE CLAUSURA

Reunidos en el Salón Independencia, y con una asistencia superior a los 300 participantes se procedió al Acto de Clausura del X Congreso Latinoamericano de Zoología, acto que fue presidido por los Señores: Francisco Sáiz, Presidente del Congreso, Nibaldo Bahamonde, en representación de los participantes y Danilo Valencia en representación de la sede del XI Congreso Latinoamericano de Zoología (Colombia).

La secuencia de exposiciones fue la siguiente:

- NIBALDO BAHAMONDE, quien hizo un breve análisis de lo que fue el X Congreso Latinoamericano de Zoología, mirado desde el punto de vista de un zoólogo experimentado en estas lides.
- Lectura del Acta de la Reunión de la Comisión Permanente de los Congresos Latinoamericanos.
- Palabras del Dr. DANILO VALENCIA en representación del Presidente del próximo Congreso Latinoamericano de Zoología Dr. ALBERTO CADENA, quien agradece la nominación de su país como sede del XI Congreso Latinoamericano de Zoología.
- Palabras finales por el Presidente del Congreso, Sr. FRANCISCO SAIZ.

PALABRAS DEL SR. NIBALDO BAHAMONDE N., en representación de los participantes

Hoy cumplimos seis días de trabajo intensivo, a veces agotador, pero grato. Durante este período hemos tenido oportunidad de hacer nuevos amigos, renovar las relaciones con los antiguos y recordar a los que ya partieron hacia el infinito o que, por diversas circunstancias no pudieron acompañarnos en esta nueva jornada.

Ahora, antes de retirarnos, debemos hacer una primera evaluación de lo hecho y trazar algunas líneas para continuar progresando. No es una tarea fácil. Intentémoslo.

Se han presentado 326 trabajos en forma de comunicaciones libres y 52 en forma de paneles. La mayor parte con una riqueza de información, a veces inesperada, novedosa y, por la expresión de sus autores, era fácil adivinar en el expositor sus deseos enormes de compartirla con sus pares. Casi todas traslucían el cuidado de cada autor por su presentación adecuada y, cuando no fue así, probablemente deseó comunicar hallazgos de última hora.

Desde el primer momento nos llamó la atención, casi a todos, la gran cantidad de jóvenes expositores y el alto número de asistentes con esta misma calidad. Este hecho demuestra, sin lugar a dudas, el interés de los estudiantes universitarios, preferentemente de los de postgrado, por incorporarse al trabajo científico comunitario, aunque uno aprecia numerosas presentaciones que conservan su carácter individual. Muchas veces, profesores y alumnos se han esforzado por realizar investigaciones conjuntas, quizá como un ensayo para preparar equipos interdisciplinarios con mejor nivel académico y mayor eficiencia. Los frutos podrán apreciarse en los Congresos futuros.

Los trabajos han cubierto un gran número de grupos zoológicos: Esponjas (1), Biozoos (3), Helmintos (8), Invertebrados en general (16), Moluscos (17), Artrópodos en general (4),

Crustáceos (30), Insectos (36). Como puede apreciarse fácilmente, entre los invertebrados fueron los artrópodos los que concentraron la atención del Congreso. También los vertebrados han sido motivo de mayor preocupación. Entre ellos resaltan los mamíferos (88), los peces (64), aves (41), reptiles (32), anfibios (5).

Los problemas más relevantes se han centrado en las áreas de Ecología (75), Reproducción, ontogenia y regeneración (72), Taxonomía (45), Morfología (24), Parasitismo, organismos plaga y control de plagas (38), Manejo de Faunas, Reservas Nacionales y Conservación (25), Etología (17), Genética (11). Siguen a cierta distancia: Evolución (7), Biología (7), Fisiología (4), Zoogeografía (3), Crianza de mamíferos, carcinicultura y piscicultura (3), Faunas (2), Pesquerías (2), Limnología (2), Nomenclatura zoológica y nuevos registros de animales (1), Paleontología (2).

Llama mucho la atención que en el caso de Ecología, buena parte de los trabajos se refieran a Ecología de Poblaciones y Comunidades (27) y otra parte importante (22) a Ecología Trófica. Fueron pocos los trabajos (1) con carácter netamente experimental. El Manejo de Fauna, reservas nacionales y conservación (25) preocupa a la comunidad científica y la etología empieza a ser cultivada efectivamente en nuestra área.

Once conferencias permitieron escuchar la palabra docta y clara de los maestros de generaciones y así, a través de ellas, conocimos problemas sobre biogeografía, sobre tópicos de sistemática filogenética, sobre insectos sociales, sobre tópicos de genética y ecología, obteniendo una visión integrada, comprensiva y actualizada de los diversos temas.

Seis excelentes simposios de carácter internacional inquietaron a los participantes por el activo intercambio de ideas que produjeron y la contemporaneidad de sus temarios. Algunos, como el referente a "Ecología experimental, consideraciones filosóficas y metodológicas" provocó ardua discusión referente a la naturalidad de los experimentos y a su representatividad de lo que ocurre en la naturaleza. Otros como el de "Dinámica Poblacional de Recursos Acuáticos" logró situar la discusión en el plano de la validez de los modelos de producción, sobre su capacidad predictiva, problemas de vedas y de conservación de las poblaciones recursos. Mientras en el Simposio sobre "Vertebrados como Plagas" se analizaba el tema en profundidad y se afirmaba que estas plagas resultan de desequilibrios ecológicos provocados por el hombre.

En diversos momentos del Congreso, ha quedado de manifiesto tanto la necesidad de hacer críticas constructivas a los trabajos de investigación en desarrollo o terminados como en la necesidad de mejorar la calidad de los originales que se presentan para ser publicados. Más vale un trabajo bueno que numerosos malos. En este momento en América Latina investigadores de buena calidad científica capaces de hacer este tipo de crìticas, hay que aprovecharlos.

En repetidas ocasiones se enfatizó la necesidad de conocer cada vez mejor la biología básica para apoyar el desarrollo de actividades de manejo y conservación de la fauna. Se dejó en claro tambien la importancia de ir estudiando los problemas en orden de complejidad creciente, primero los más simples, para poder ir formulando y dando respuesta a preguntas cada vez más complejas.

Algunas comisiones y Simposios intercambiaron opiniones sobre la necesidad de mejorar las comunicaciones entre investigadores y lograr mayor integración entre grupos con intereses afines, procurando llegar a acciones multi e interdisciplinarias. Esta necesidad es más urgente en el caso de tener que resolver problemas complejos como son, por ejemplo, los ecológicos y biogeográficos.

A través de la información expuesta en el Congreso, nos hemos dado cuenta fundamentadamente de la gran diversidad faunística de la Región Neotropical, que abarca ambientes que se extienden desde el nivel del mar hasta alturas superadas sólo por los Himalayas, que contiene además la hoya hidrográfica más grande del mundo y está rodeada de grandes océanos. ¿Cómo no recordar ahora las novedosas resoluciones que se originaron ya en el 1er. Congreso Latinoamericano de Zoología y que aún no han sido completamente implementadas? Una decía: "Creación de un organismo internacional con participación de UNESCO y de los países cuyo territorio esté involucrado para el estudio integral de la fauna del macizo andino y la publicación de "Fauna Andina" (¿podríamos reemplazar esto por "Fauna Latinoamericana"?)

Esta iniciativa sólo en parte se halla en funcionamiento y, a estas alturas del desarrollo, debería ser ampliada para considerar también otras regiones naturales que pudiésemos diferenciar.

El Congreso demuestra que hay grupos importantes de zoólogos en la mayoría de los países de América Latina que han ido enfocando el estudio de la diversidad faunística de una de las áreas más ricas en especies en el mundo. Lo hacen con dedicación y utilizando criterios modernos

semejantes a los que están en uso en países desarrollados. Debemos acelerar estos estudios antes que se produzcan cambios irreversibles en la Región, con el consiguiente desaparecimiento de muchas especies.

Los datos obtenidos han dado también la oportunidad de analizar, en uno de los Simposios, patrones zoogeográficos de la Región Neotropical, sobre la base de grupos relevantes, de gran interés científico, que permiten hacer deducciones sobre el origen de esta fauna y encontrar excelentes ejemplos de mecanismos de distribución de las especies.

También se analizaron ejemplos, con caracteres catastróficos, que ilustran la destrucción dramática de la fauna en América Latina en áreas que deberían ser consideradas como verdaderos santuarios naturales y los esfuerzos de los países por revertir esta situación.

Reconocemos que hay en América Latina una importante infraestructura en recursos humanos y materiales, pero esta es insuficiente y susceptible de ser mejorada para que siga siendo capaz de emprender, continuar y reforzar con eficacia, acciones como las ya señaladas. Planes cooperativos bien estructurados para ser ejecutados por dos o más países interesados debería intensificarse e implementarse adecuadamente con ayuda nacional, internacional y de los países desarrollados. Estos últimos hacen también una buena inversión al estimular las laborers de investigación en América Latina, ya que sus resultados pueden ser utilizados con mayor rapidez y eficiencia por los propios países desarrollados. Por otra parte, nosotros mismos debemos ser capaces de emprender acciones que beneficien a nuestros propios países intercambiando ideas, proyectos y programas, mejorando y modernizando nuestros equipos de investigación y utilizando cooperativamente tecnología moderna. También la participación de nuestras naciones o de nuestra comunidad científica a programas globales de investigación como los que propone el ICSU (Comité Internacional de Uniones Científicas) mejoraría la calidad de nuestras investigaciones y aceleraría el conocimiento de nuestra naturaleza y permitiría también planificar adecuadamente y acelerar el desarrollo de nuestras naciones.

El fortalecimiento de programas de postgrado, con ayuda internacional, en nuestras respectivas naciones y un intercambio de científicos jóvenes y de académicos de alto nivel también contribuirían eficazmente a este desarrollo.

El progreso científico y tecnológico de nuestros países es indispensable y los zoólogos latinoamericanos deben ocupar un lugar de vanguardia en tal tarea.

Hay otro aspecto de gran interés y es el referente a la difusión de las actividades científicas, la radio, la televisión y otros medios de comunicación tienen enorme importancia en la educación masiva, de tal manera que cualquier acción que permita estimular su disfución adecuada debería ser apoyada. Desde este mismo punto de vista, sería valioso provocar un intercambio de documentales de televisión, como aquellos que con tanto éxito se han proyectado durante el Congreso.

Son muchas las iniciativas y actividades que pueden desarrollarse, pero todas requieren de un adecuado financiamiento. Quizás en años venideros sea posible crear un Fondo Latinoamericano de Investigación Científica, al cual puedan postular grupos bi o multinacionales de nuestros países para resolver o enfrentar problemas de interés común.

La Ciencia es una actividad humana esencialmente creativa y novedosa que si nos acostumbramos a utilizar cotidianamente y en beneficio de la humanidad da, sin duda, a mediano y largo plazo, y a veces también a corto plazo, beneficios económicos directos que dependen de nuestra habilidad para utilizarla. Los países llamados "desarrollados" saben muy bien esto, pero tengo la impresión que espero sea inexacta, que nuestros países tienen dudas y, lo que es peor, a veces se duda también de la calidad, intereses y capacidades de sus propios científicos los cuales obtienen más reconocimiento de la comunidad internacional.

Hoy es también un día de gratitud hacia todos los que nos han precedido en las actividades zoológicas. Hacemos un alto en el camino para mirar hacia atrás y hacia adelante. Mirar hacia atrás para ver el áspero camino recorrido y obtener el aliento y la experiencia vivificadora que iluminará el futuro de pueblos hermanos que unidos construirán su porvenir, que lo vemos próspero y digno.

Animo para preparar el próximo Congreso, siempre hay oportunidades para mejorar nuestra labor.

¡Gracias!

X CONGRESO LATINOAMERICANO DE ZOOLOGIA

Viña del Mar, CHILE, 20 al 26 de Octubre de 1986

ACTA DE LA SESION DE LA COMISIÓN PERMANENTE DE LOS CONGRESOS LATINOAMERICANOS DE ZOOLOGIA.

En la Sala Real Audiencia de la sede del X CONGRESO LATINOAMERICANO DE ZOOLOGIA, se reunieron los siguientes delegados: Abraham Willink (Argentina), Fernando Días de Avila Pires (Brasil), Jesús Moure (Brasil), Francisco Sáiz (Chile), Hugo Campos (Chile), Jorge Ventocilla (Panamá), Juan Rivero (Puerto Rico), Pedro Salinas (Venezuela) y Percy Jiménez (Perú).

En representación de delegados ausentes, participaron en calidad de invitados: Roberto Menni (Argentina), Mario Borda (Bolivia), Danilo Valencia (Colombia), Juan Black (Ecuador), Danilo Aguero (Venezuela) Gerardo Lamas (Perú).

Después de los debates del caso, se acordó lo siguiente:

I. Del logotipo de los Congresos Latinoamericanos de Zoología.

Se decidió dar por desechada definitivamente esta idea, manteniéndose la tradición de que cada sede elaborará su propio distintivo.

II. De los delegados.

Se ratificó que la elección de los delegados es privativa de la Comisión Permanente de los Congresos Latinoamericanos de Zoología, los que no corresponden a representaciones oficiales ni gubernamentales, ni de organizaciones de ningún tipo. Son zoólogos que quieren cooperar a mantener viva y a desarrollar la ciencia zoológica en Latinoamérica.

Como criterios de elección y mantención de los delegados, se acordó que cada Reunión de la Comisión Permanente decidirá al respecto, de acuerdo a las circunstancias del momento, manteniendo el principio que la participación del delegado en las labores relacionadas con los Congresos prima sobre su asistencia a ellos.

Por otra parte, toda proposición de nuevos delegados, requerirá de la aceptación explícita del nominado, trámite que deberá realizar el Secretario de la Comisión Permanente. Igualmente, informará a todos los delegados (presentes y ausentes), de las modificaciones acordadas por la Comisión Permanente.

III. Estructura de la Comisión Permanente.

Argentina	:	Sixto Coscarón y Abraham Willink
Bolivia	:	Mario Borda
Brasil	:	Fernando de Avila Pires y Jesús Moure
Colombia	:	Alberto Cadena, Jorge Hernández Camacho (*)
Costa Rica	:	Yolanda Matamoros de Rodríguez
Cuba	:	Orlando Torres F. (*)
Chile	:	Francisco Sáiz y Hugo Campos
El Salvador	:	Zulma de Mendoza
Ecuador	:	Osvaldo Báez y Juan Black
México	:	Gonzalo Halffter y Pedro Reyes Castillo
Panamá	:	Jorge Ventocilla
Paraguay	:	María Josefina Mernes de Salomón
Puerto Rico	:	Juan A. Rivero
Uruguay	:	Raúl Vaz Ferreyra y Ethel Rodríguez
Venezuela	:	Pedro Salinas y Johani Ojasti (*)
Perú	:	Pedro Aguilar F. y Percy Jiménez

Para los países que cuentan solamente con un delegado, se procederá a solicitar al delegado existente la proposición de una segunda persona, cuya aceptación será confirmada ante el Secretario del Comité Permanente.

La permanencia de los delegados cuyos nombres llevan un asterisco está sujeta a su confirmación, trámite a realizar por el Secretario de la Comisión Permanente.

IV. Sede del XI CONGRESO LATINOAMERICANO DE ZOOLOGIA.

Analizadas las proposiciones de los países interesados en organizar el XI Congreso Latinoamericano de Zoología, a saber Paraguay, Colombia y Brasil, se procedió a otorgar la sede a Colombia quedando Brasil como alternativa para 1989 y como sede del Congreso de 1992.

Igualmente se acordó que Colombia tiene plazo hasta el último día del mes de agosto de 1987 para ratificar la sede ante el Secretario de la Comisión Permanente.

En caso de no respuesta a dicha fecha el Secretario está autorizado para informar del cambio de sede a Brasil.

X CONGRESO LATINOAMERICANO DE ZOOLOGIA

Viña del Mar, CHILE, 20 al 26 de Octubre de 1986

V. Comisión Permanente de los Congresos Latinoamericanos de Zoologi para el período 1986/1989.

Presidente : Alberto Cadena (Colombia)

Secretario : Francisco Sáiz (Chile)

Vice Presidente : Jesús Moure (Brasil)

Firmado en Viña del Mar el 23 de octubre de 1986

Abraham Willink

Francisco Sáiz

Fernando Días de Avila Pires

Jesús Moure

Hugo Campos

Jorge Ventocilla

Juan Rivero

Pedro Salinas

Percy Jiménez

Roberto Menni

Mario Borda

Danilo Valencia

Juan Black

Danilo Aguero

Gerardo Lamas

PALABRAS FINALES DEL SR. FRANCISCO SAIZ G., Presidente del X Congreso Latinoamericano de Zoología

Consecuente con lo planteado en mi discurso al inicio de este Congreso, quisiera agradecer a quellas instituciones que, más allá de su patrocinio, nos apoyaron económicamente en la organización de este evento. Mis agradecimientos a:

- Ministerio de Relaciones Exteriores de Chile, quien hizo posible la traída de varios conferenciantes y participantes en Simposios.
- Fundación Mundial para la Vida Silvestre (W.W.F.), gracias a cuyo aporte pudo realizarse el simposio sobre Fauna Silvestre, el costo de su conservación.
- Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (F.A.O.), la cual ha colaborado con el Congreso fundamentalmente a través del Simposio sobre Vertebrados Plaga.
- Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente (PNUMA), cuya colaboración ha estado destinada a la publicación de parte de los trabajos presentados al Congreso.
- Universidad Católica de Valparaíso, cuyo aporte favoreció enormemente el intercambio epistolar previo al Congreso, además de financiar el Informativo Nº 2.
- Subsecretaría de Pesca, Chile, sin cuyo apoyo habría sido casi imposible editar el Libro de Actividades y Resúmenes.
- Corporación Nacional Forestal, V Región, cuyo apoyo en la excursión al Parque Nacional La Campana, Sector Ocoa, ha sido constatada por la mayoría de ustedes, a lo cual debemos agregar el folleto correspondiente.

No puedo dejar de mencionar a la Sociedad de Biología de Chile, a Isapre Colmena-Golden Cross, Municipalidades de Viña del Mar y de Valparaíso, Consejo Nacional de Investigación Científica y Tecnológica (Conicyt), Equilab, Ivens Ltda., Lan Chile, quienes de una u otra forma han hecho posible este encuentro.

Mención especial, afectivamente especial, me merecen las excelentes colaboradoras de Organización TRES, en cuya cabeza directriz, Marcela Torres, quisiera personalizar mi agradecimiento y reconocimiento, ya que sin su eficiencia nada habría resultado.

Después de trabajar con ellas, estoy pensando seriamente en dejar la Universidad e incorporarme como asesor científico a su grupo.

Finalmente, creo que los aspectos de los objetivos propuestos que faltaban por concretarse se han cumplido a cabalidad, lo que me satisface y enorgullece. Al respecto debo informar a ustedes que contamos con una inscripción real de 525 científicos y con una participación activa de 412.

No puedo dar por clausurado el X Congreso Latinoamericano de Zoología sin agradecer la presencia de todos ustedes, especialmente de aquellos que han tenido que sortear barreras de naturaleza no científica.

Reitero mis agradecimientos a vuestra participación activa, a pesar de la intensa actividad social a que se autosometieron.

Con satisfacción declaro clausurado el X Congreso Latinoamericano de Zoología y los invito a encontrarnos en 1989 en Colombia.

GRACIAS Y BUEN VIAJE.



An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso, 17: 25-31, 1986

CONFERENCIAS

LA SISTEMATICA EN LA REVOLUCION DARWINIANA

EDWARD O. WILEY

La revolución darwiniana causó cambios fundamentales en las actitudes de la comunidad científica (Ghiselin, 1969; Hull, 1973; Ruse, 1979). A pesar de ello, como lo argumenta de Queiroz (1987), esta revolución en actitudes no afectó a uno de los campos más importantes de la biología: la sistemática y la taxonomía. Casi 100 años después de la publicación de **El origen de las especies** (Darwin, 1859), un entomólogo alemán llamado Willi Henning (1950) intentó reformar la sistemática de manera tal que ésta y la taxonomía se incorporaran completamente al paradigma darwiniano. El objetivo de Henning (1950) no era revolucionario (Wolfgang Henning, comm. pers.), sino evolucionario. Esto significa que Henning consideraba a su sistema de clasificación como una extensión de la revolución darwiniana, el complemento de dicha revolución aplicada a la sistemática.

La historia de la receptividad que tuvieron las ideas de Henning en la comunidad científica ha sido trazada por Dupuis (1978-1984). Las ideas de Henning fueron básicamente olvidadas hasta la publicación en inglés de su texto **Sistemática Filogenética** (Henning, 1966). Varios autores apoyaron las ideas de Henning (entre los primeros en apoyar esta ideas se encuentran: Brundin 1966 y Nelson 1969), pero también varios prominentes sistemáticos se resistieron a estas ideas (entre estos Mayr 1969 y Darlington 1970, son claros ejemplos).

Los propósitos de Henning (1966, 1968) eran modestos (por lo menos desde mi perspectiva), y consisten en 2 puntos principales:

1) El axioma primario de la evolución establece que los organismos están realacionados por ancestros comunes.

2) Las clasificaciones biológicas deben reflejar la historia de estos ancestros comunes si intentan ser verdaderamente darwinianas.

de Queiros (1987) señala que uno de los principales problemas en la aplicación de las ideas de Henning, radica en que muchas de las definiciones de evolución que actualmente se usan (y en consecuencia los conceptos de "relación") no incorporan el axioma básico, y en cambio normalmente definen evolución en términos de proporción de cambio en el tiempo. El concepto pre-darwiniano de "relación", como concepto metafórico basado en similitud, se siguió usando en la era post-darwiniana y, por consiguiente, dando la equívoca impresión de que existen dos conceptos de "relación" ("sanguínea" y "de similitud") que deben ser balanceados para obtener una verdadera clasificación biológica (Mayr 1974). A pesar de esto, como repetidamente indica de Queiroz (1987) y autores anteriores a él (incluyendo Henning 1966, 1968):

"... equating relationships with similarity grants biological taxonomies independence from the concept of evolution and leaves this concept (evolution) the role of more interpretation. In contrast, equating relationships with common ancestry makes systematics fundamentally evolutionary (de Queiroz, 1987)".

Museum of Natural History, University of Kansas. Lawrence, Kansas 66045. U.S.A.

LA REVOLUCION QUE NUNCA OCURRIO

La revolución darwiniana no tuvo impacto alguno en la sistemática (Hull 1987; de Queiroz 1987). de Queiroz (1987) sugiere que la revolución darwiniana nunca ocurrió en sistemática debido a que los conceptos de "clasificación" y de "taxon" usados después de 1859 fueron exactamente los mismos que los utilizados por los sistemáticos pre-evolucionistas. Incluso el concepto de "relación" fue (y a veces todavía es) igualado con el de "similitud".

La clasificación tradicional trata a los taxones (grupos de organismos) como clases **definidas** por caracteres. La biología evolutiva post-darwiniana considera estas clases como entidades naturales y en consecuencia no encuentra razón en cambiar los métodos de la taxonomía o su producto. Entonces la metáfora de las relaciones entendidas como similitudes por los taxónomos pre-darwinianos fue transferida, sin cambios, como la base de la relación de los organismos en el mundo post-darwiniano.

Darwin (1859) entendía que la palabra "relación" cambiaba de significado tan pronto como los biólogos se transformaran en evolucionistas. Darwin incluso sugirió que las clasificaciones deberían transformarse en genealógicas, ej. mostrar las relaciones de ancestros comunes, a la vez que pensaba que los taxónomos ya estaban logrando este objetivo (Darwin 1859:484). de Queiroz (1987) sugiere que algunos (quizás todos) de los fundadores de la Teoría Sintética compartían la visión de Darwin. La taxonomía estaba "pre-adaptada" al paradigma evolutivo. Las consecuencias de estas actitudes han sido revisadas por Stevens (1984), quién sugirió que como resultado el desarrollo de la metodología de la taxonomía fue, de hecho, retardado.

REUNIENDO LA EVOLUCION CON LA SISTEMATICA.

Henning (1966, 1968) sugirió que la sistemática podía estar totalmente integrada en el paradigma evolutivo, cuando los sistemáticos reconocieran que relación, en el contexto del paradigma evolutivo, significa "relación de sangre", "relación genealógica", o "relación de ancestro común". Una vez reconocido esto, podrán usarse métodos apropiados para descubrir las relaciones de ancestro común entre las especies. Henning (1966, 1968) mostró por qué debemos esperar que dichas relaciones sean jerárquicas, y por lo tanto factibles de ser expresadas en clasificaciones jerárquicas.

El cambio de carácter (modificación de la frase "descendiente con modificación") es parte de la historia evolutiva. A pesar de ello, una corta reflexión nos permitirá ver por qué las similitudes y las diferencias exhibidas por los organismos son secundarias respecto a las relaciones genealógicas compartidas por los organismos. Las similitudes entre especies pueden explicarse de dos maneras: son similares debido a que el ancestro común a ambas exhibía el carácter (similitud por descendencia común), o han adquirido la similitud independientemente (similitud por convergencia). Las diferencias entre caracteres pueden explicarse de dos maneras: 1) un carácter no es comparable con otro, o 2) un carácter es la modificación de otro. Nótese que cada una de estas distinciones está basada en la relación genealógica de la especie o en el carácter involucrado. El término homólogo se aplica a todos los caracteres que satisfagan el criterio (1) de similitud o el criterio (2) de disimilitud. La significancia de las similitudes y de las diferencias es juzgada por el criterio de ancestro común, por lo tanto el concepto de similitud es secundario al concepto de genealogía.

Algunos investigadores pueden oponerse a esta metodología pues la misma asume la existencia de relaciones de ancestro común. Sin ninguna duda esto es cierto, pero estas son las mismas asumciones que se realizan para cualquier metodología basada en el axioma de evolución.

Henning (1966, 1968) sugirió que si el concepto de ancestro común es primario y el de similitud secundario, entonces las clasificaciones deberían estas basadas en ancestros comunes. En otras palabras, el criterio usado para reconocer los taxones debería ser genealógico (o criterio de ancestro común) si las clasificaciones intentan ser verdaderamente evolutivas. Esta simple proposición tiene muchas más implicaciones. Los taxones son usualmente considerados como clases definidas por caracteres; después de todo nuestro sistema Linneano es llamado una **clasificación**. Pero, si los taxones en una clasificación verdaderamente evolutiva deberían estar basados en ancestros comunes, entonces los ancestros y no los caracteres son los que realmente definen a los taxones. Los caracteres sólo se vuelven útiles

cuando muestran las relaciones genealógicas. Además, si las clasificaciones son verdaderamente evolutivas, deben de mostrar las relaciones de ancestros comunes que pueden ser descubiertas o que son conocidas. Especialmente, las relaciones genealógicas no pueden ser sacrificadas en orden de enfatizar las particularidades de un grupo o el primitivismo de otro grupo. Las relaciones de ancestro común no pueden ni deben ser subordinadas a opiniones respecto a la similitud o a las clasificaciones tradicionales. Esta idea, que parece ser tan evolutiva, ha sido tratada como revolucionaria por muchos sistemáticos tradicionales.

Una de las razones que ha llevado a ente enfoque es que las ideas de Henning, mientras que son evolutivas desde una perspectiva darwiniana, son de hecho revolucionarias desde la perpectiva de las clasificaciones tradicionales debido a que:

1. Destruyen la noción tradicional de que las especies más similares están más cercanamente relacionadas.

2. Destruye la noción tradicional de que hay una relación entre el grado de distinción de un grupo y su rango taxonómico.

3. Requiere de la aplicación de un método en la reconstrucción de las relaciones filogenéticas **diferente** a la asociación por grado de similitud.

4. Requiere que los taxónomos aporten evidencia en términos, del primer axioma de la evolución (o sea en términos de relaciones de ancestro común), para sus decisiones taxonómicas.

MONOFILIA, PARAFILIA Y POLIFILIA

Las consecuencias prácticas más importantes del sistema de Henning (1966, 1968), es que taxones naturales son grupos genealógicos completos. Un grupo genealógico completo está compuesto de la especie ancestral (normalmente hipotética) y de todos los descendientes de ese ancestro (Fig. 1). Henning (1966, 1968) calificó estos grupos como **monofiléticos.** Los grupos monofiléticos son naturales debido a que funcionan en la teoría satisfaciendo el axioma primario: son consecuencia directa de relaciones de ancestros comunes.

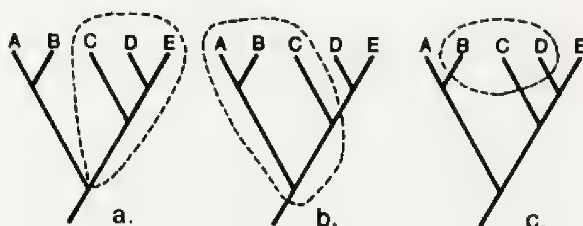


Fig. 1. Representación gráfica de los conceptos de (a) grupo monofilético, (b) grupo parafilético, y (c) grupo polifilético.

Henning (1966, 1968, ver Wiley 1981a) reconoce otras dos clases de grupos. Grupos **parafiléticos** son aquellos representados por genealogías incompletas que incluyen a la especie ancestral y a parte de sus descendientes. La clase Reptilia es un ejemplo de grupo parafilético. Los grupos **polifiléticos** no incluyen al ancestro. Los taxónomos tradicionales tienen un concepto diferente de monofilia, el cual incluye en su definición tanto grupos monofiléticos como parafiléticos. Algunos taxónomos todavía insisten en que los grupos parafiléticos son "monofiléticos" (Ashlock 1971, 1974 y 1979; Mayr 1981). A pesar de esto, Hull (1964) y Wiley (1981b) demostraron que las clasificaciones que contienen grupos parafiléticos son lógicamente inconsistentes con las filogenias de los organismos que supuestamente reflejan. Incluso, las clasificaciones que contienen grupos parafiléticos no muestran con exactitud la distribución de las similitudes y las diferencias de los organismos clasificados (Farris 1979, 1983; Wiley 1981b).

El hecho de que una taxonomía que es lógicamente inconsistente con la historia evolutiva de un grupo, es también una taxonomía que no describe con exactitud la distribución de los caracteres homólogos, no debe sorprendernos. Pero, ¿cómo sabemos si una clasificación es consistente o incosistente con la filogenia?

Para responder a esta pregunta debemos primero obtener una filogenia con la cual los taxónomos tradicionales como Mayr (1974, 1981) y los taxónomos filogenéticos como Henning (1966, 1968) estén de acuerdo. De otra manera, nuestras diferencias pueden no estar relacionadas con la clasificación, sino con la evolución del grupo en si misma. Es importante mencionar que ambos grupos de investigadores aceptan la metodología utilizada para la reconstrucción de la filogenia de los organismos (Henning 1966, 1968; Ashlock

1974; Mayr 1974, 1981; Eldredge and Cracraft 1980; Wiley 1981a). En consecuencia, ésta controversia no se refiere a interpretaciones alternativas de la historia filogenética. Por ejemplo, si analizamos las relaciones de cuatro especies utilizando la metodología actual de análisis filogenético y la información presentada en la Tabla 1, llegaremos al árbol filogenético de la Fig. 2a. La especie B comparte un ancestro común con las especies C y D, el cual no es compartido con la especie A. Por lo tanto B es el grupo hermano (= sister group) de C+D. El ancestro común compartido por B, C, y D es hipotético, pero su existencia real es necesaria para explicar por qué B comparte la sinapomorfía 4(1) con las especies C y D. C y D comparten un ancestro común no compartido con B. Además, el ancestro común de C y D ha adquirido muchas novedades evolutivas durante su evolución. En consecuencia A y B son más similares entre sí, que lo que es B respecto a C o D. En la siguiente discusión la filogenia de la figura 2a será referida como la filogenia original.

Tabla 1. Datos para la figura 1

	Characters																	
Taxones	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
OG	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
C	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
D	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

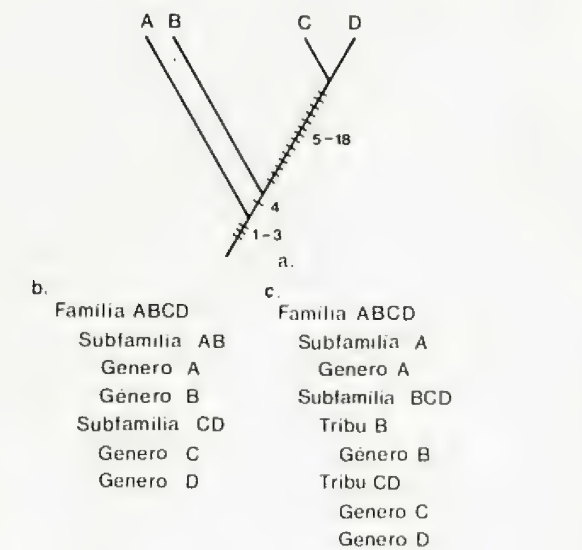


Fig. 2. Filogenia y clasificación. (a) la filogenia original basada en los datos de la Tabla 1, (b) una clasificación tradicional basada en la observación de que A y B son más similares entre si que lo que es B respecto a C y D, (c) una clasificación estrictamente filogenética.

Un taxónomo tradicional (Mayr 1981) clasificaría A y B en un único grupo (parafilético) y produciría la clasificación de la Fig. 2b. Un sistemático tradicional como Mayr (1981) diría que esta clasificación es superior a la clasificación estrictamente filogenética de la Fig. 2c, debido a que equilibra los dos aspectos del concepto de "relación", similitud y descendencia. Incluso justificaría sus conclusiones diciendo que A y B comparten una "zona adaptativa" común. ¿Cómo valoramos esta justificación?

Para ello tomaré como mi tesis la siguiente proposición. Si el axioma de ancestro común es el axioma básico del paradigma darwiniano, entonces las clasificaciones que son verdaderamente evolutivas deben ser lógicamente consistentes con las relaciones genealógicas mostradas en la filogenia original (Fig. 2a). Por "filogenia" quiero significar la estimación (o hipótesis) de la filogenia como lo muestra el análisis de caracteres. Para probar esta tesis debemos saber qué entendemos por "lógicamente consistente". Hull (1964:10) presentó dos criterios: (1) una clasificación (Fig. 2b, 2c) es consistente con la filogenia original (Fig. 2a) si por lo menos una de las posibles filogenias implicadas por la clasificación es la filogenia original, y (2) una clasificación es inconsistente con la filogenia original si, y solamente si, todas las filogenias reconstruídas a partir de la clasificación son diferentes de la filogenia original.

Wiley (1981b) discute estos criterios y la metodología para comparar las clasificaciones con las filogenias. El método consiste de tres pasos: (1) conversión de la clasificación en un diagrama ramificado (el cual no es una filogenia). Este paso permite comparar la clasificación directamente con la filogenia. (2) derivar todas las filogenias alternativas lógicas de la clasificación. En el caso de clasificaciones estrictamente dicotómicas, no habrá alternativas lógicas. En el caso de clasificaciones que listen varios grupos de igual valor jerárquico, habrá tantas filogenias alternativas como posibles soluciones dicotómicas a las ramificaciones múltiples del diagrama (que pueden, de hecho, ser muchos). (3) Buscar las filogenias alternativas que puedan ser derivadas de la clasificación y ver si alguna es idéntica a la filogenia original. Si una de las alternativas es idéntica, entonces la clasificación es lógicamente consistente. Si ninguna de las filogenias alternativas es idéntica a la filogenia original, entonces la clasificación es lógicamente incosistente (o en otras palabras, la clasificación es ilógica bajo el paradigma darwiniano).

Volviendo a la Fig. 2, podemos convertir ambas clasificaciones en diagramas ramificados. El resultado de la conversión de la clasificación tradicional está representado en la Fig. 3a, y la conversión de la reconstrucción filogenética en la Fig. 3b. No hay otras alternativas a la Fig. 3a, debido a que es dicotómica, y no es idéntica con la filogenia original (Fig. 3c). Por lo tanto la clasificación tradicional es lógicamente inconsistente con la filogenia. En contraste, la clasificación filogenética es idéntica con la filogenia original y por lo tanto lógicamente consistente con ella. Previamente he mostrado que todas las clasificaciones que contienen grupos parafiléticos (ej. grupos como A+B de la Fig. 2b) son lógicamente incosistentes con las filogenias de estos grupos. En términos estrictamente darwinianos, las clasificaciones tradicionales violan el axioma de ancestro común, y por lo tanto cualquier declaración de que son superiores a las clasificaciones filogenéticas del tipo discutido por Henning (1966, 1968) o Wiley (1981a, b) son falsas. Uno no puede violar el axioma básico de la evolución y proclamar que produce una clasificación superior bajo el paradigma de la revolución darwiniana.

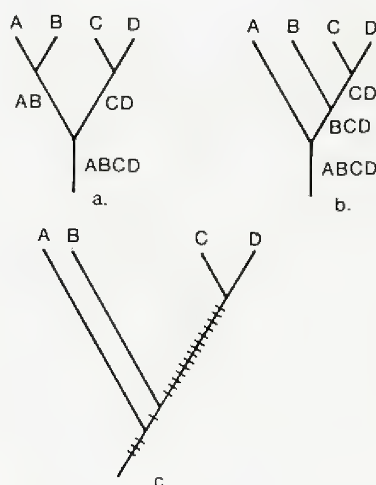


Fig. 3. Consistencia y clasificación. (a) la clasificación tradicional (Fig. 2a) convertida en un diagrama ramificado, (b) la clasificación filogenética (Fig. 2c) convertida en un diagrama ramificado, y (c) la filogenia original (Fig. 2a).

Como establece de Queiroz (1987), el persistente reconocimiento de taxones parafiléticos (como ser Reptilia o Pongidae) por los taxónomos, que a la vez aclaman la revolución darwiniana (cf. Mayr, 1974; Simpson, 1961), provee la mejor evidencia de que la revolución darwiniana en sí nunca ha ocurrido en la taxonomía.

ALCANZANDO CLASIFICACIONES DARWINIANAS

Clasificaciones verdaderamente evolutivas pueden realizarse sólo si se identifican grupo monofiléticos. Como he dicho anteriormente, grupos monofiléticos son aquellos compuestos por todos los descendientes de un único ancestro (y el ancestro en sí mismo, si es que puede identificarse). Desafortunadamente, no podemos observar las filogenias en forma directa, ni identificar los verdaderos ancestros de los grupos que queremos reconocer. En consecuencia lo que debemos mirar son los **efectos** del ancestro común. Estos efectos son los que Henning (1966, 1968) denomina **sinapomorfías**. Una sinapomorfía es un carácter homólogo compartido por dos o más especies. De hecho todas las sinampomorfías son apomorfias en algún momento durante la evolución. Considerando una especie ancestral, durante el curso de su ciclo de vida puede aparecer una novedad evolutiva, al principio ésta existe en la población junto con el carácter preexistente (= ancestral o primitivo). Si esta novedad se fija (por procesos variados), se denomina apomorfía. Otras poblaciones relacionadas con ésta retienen el carácter preexistente, el cual es denominado entonces simplesiomorfía (= carácter homólogo compartido y primitivo). Si ésta especie produce una o más especies hijas,les transmitirá este carácter. El carácter es entonces una sinapomorfía (apomorfía compartida o homología derivada y compartida).

La detección de una sinapomorfía es evidencia de ancestro común entre las especies que la comparten. La sinapomorfía es el efecto, mientras que la evolución del carácter es la causa, y el ancestro común es la explicación que une la causa con el efecto.

El verdadero proceso de probar una hipótesis de sinapomorfías y de reconstrucción de relaciones filogenéticas está más allá del objetivo de este trabajo. Detalles pueden ser encontrados en Henning (1966, 1968), Eldredge and Cracraft (1980), y Wiley (1981a). Controversias al respecto se encuentran en los diferentes números de la revista Systematic Zoology. En estos momentos la comunidad filogenética ha establecido las bases de trabajo, pero muchos detalles sólo se han resuelto luego de 20 años de intenso trabajo. Estos incluyen problemas tales como el rol que el concepto de parsimonia juega en el sistema (Farris 1983; Sober 1983; Kluge 1984), los detalles lógicos de comparaciones con grupos gemelos

1974; Mayr 1974, 1981; Eldredge and Cracraft 1980; Wiley 1981a). En consecuencia, ésta controversia no se refiere a interpretaciones alternativas de la historia filogenética. Por ejemplo, si analizamos las relaciones de cuatro especies utilizando la metodología actual de análisis filogenético y la información presentada en la Tabla 1, llegaremos al árbol filogenético de la Fig. 2a. La especie B comparte un ancestro común con las especies C y D, el cual no es compartido con la especie A. Por lo tanto B es el grupo hermano (= sister group) de C+D. El ancestro común compartido por B, C, y D es hipotético, pero su existencia real es necesaria para explicar por qué B comparte la sinapomorfía 4(1) con las especies C y D. C y D comparten un ancestro común no compartido con B. Además, el ancestro común de C y D ha adquirido muchas novedades evolutivas durante su evolución. En consecuencia A y B son más similares entre sí, que lo que es B respecto a C o D. En la siguiente discusión la filogenia de la figura 2a será referida como la filogenia original.

Tabla 1. Datos para la figura 1

Taxones	Characters																	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
OG	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
C	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
D	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

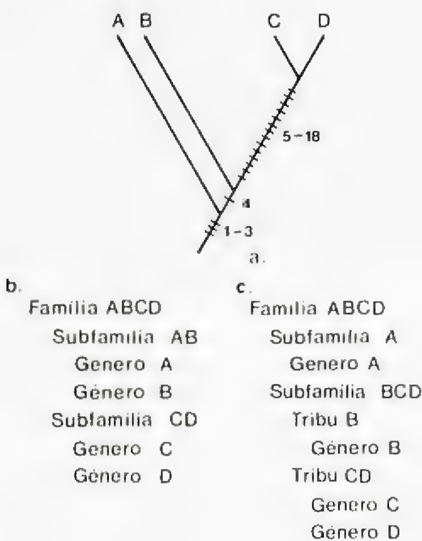


Fig. 2. Filogenía y clasificación. (a) la filogenia original basada en los datos de la Tabla 1, (b) una clasificación tradicional basada en la observación de que A y B son más similares entre si que lo que es B respecto a C y D, (c) una clasificación estrictamente filogenética.

Un taxónomo tradicional (Mayr 1981) clasificaría A y B en un único grupo (parafilético) y produciría la clasificación de la Fig. 2b. Un sistemático tradicional como Mayr (1981) diría que esta clasificación es superior a la clasificación estrictamente filogenética de la Fig. 2c, debido a que equilibra los dos aspectos del concepto de "relación", similitud y descendencia. Incluso justificaría sus conclusiones diciendo que A y B comparten una "zona adaptativa" común. ¿Cómo valoramos esta justificación?

Para ello tomaré como mi tesis la siguiente proposición. Si el axioma de ancestro común es el axioma básico del paradigma darwiniano, entonces las clasificaciones que son verdaderamente evolutivas deben ser lógicamente consistentes con las relaciones genealógicas mostradas en la filogenia original (Fig. 2a). Por "filogenia" quiero significar la estimación (o hipótesis) de la filogenia como lo muestra el análisis de caracteres. Para probar esta tesis debemos saber qué entendemos por "lógicamente consistente". Hull (1964:10) presentó dos criterios: (1) una clasificación (Fig. 2b, 2c) es consistente con la filogenia original (Fig. 2a) si por lo menos una de las posibles filogenias implicadas por la clasificación es la filogenia original, y (2) una clasificación es inconsistente con la filogenia original si, y solamente si, todas las filogenias reconstruídas a partir de la clasificación son diferentes de la filogenia original.

Wiley (1981b) discute estos criterios y la metodología para comparar las clasificaciones con las filogenias. El método consiste de tres pasos: (1) conversión de la clasificación en un diagrama ramificado (el cual no es una filogenia). Este paso permite comparar la clasificación directamente con la filogenia. (2) derivar todas las filogenias alternativas lógicas de la clasificación. En el caso de clasificaciones estrictamente dicotómicas, no habrá alternativas lógicas. En el caso de clasificaciones que listen varios grupos de igual valor jerárquico, habrá tantas filogenias alternativas como posibles soluciones dicotómicas a las ramificaciones múltiples del diagrama (que pueden, de hecho, ser muchos). (3) Buscar las filogenias alternativas que puedan ser derivadas de la clasificación y ver si alguna es idéntica a la filogenia original. Si una de las alternativas es idéntica, entonces la clasificación es lógicamente consistente. Si ninguna de las filogenias alternativas es idéntica a la filogenia original, entonces la clasificación es lógicamente incosistente (o en otras palabras, la clasificación es ilógica bajo el paradigma darwiniano).

MAYR, E. 1969. Principles of Systematic Zoology, McGraw-Hill, New York.
MAYR, E. 1974. Cladistic analysis or cladistic classification? Zeitsch. zool. Systemat. Evolut.-forsch. 12:94-128.
MAYR, E. 1981. Biological classification: Toward a synthesis of opposing methodologies. Science 214:510-516.
NELSON, G. J. 1969. Gill arches and the phylogeny of fisches, with notes on the classification of vertebrates. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 141:475-552.
NELSON, G. J. 1985. Outgroups and ontogeny. Cladistics 1:29-45.
NELSON, G. J., and N. I. PLATNICK. 1981. Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance. Columbia University Press, New York.
RUSE, M. 1979. The Darwinian revolution. University of Chicago Press, Chicago, IL.
SIMPSON, G. G. 1961. Principles of animal taxonomy. Columbia University Press, New York.
SOBER, E. 1983. Parsimony in systematics: Philosophical issues. Ann. Rev. Ecol. Syst. 14:335-357.
STEVENS, P. F. 1984. Metaphores and typology in the development of botanical systematics 1690-1960, or the art of putting new wine into old bottles. Taxon 33:169-211.
WILEY, E. O. 1981a. Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics. Wiley-Interscience, New York.
WILEY, E. O.1981b. Convex groups and consistent classifications. Syst. Bot. 6: 346-358.

1974; Mayr 1974, 1981; Eldredge and Cracraft 1980; Wiley 1981a). En consecuencia, ésta controversia no se refiere a interpretaciones alternativas de la historia filogenética. Por ejemplo, si analizamos las relaciones de cuatro especies utilizando la metodología actual de análisis filogenético y la información presentada en la Tabla 1, llegaremos al árbol filogenético de la Fig. 2a. La especie B comparte un ancestro común con las especies C y D, el cual no es compartido con la especie A. Por lo tanto B es el grupo hermano (= sister group) de C+D. El ancestro común compartido por B, C, y D es hipotético, pero su existencia real es necesaria para explicar por qué B comparte la sinapomorfía 4(1) con las especies C y D. C y D comparten un ancestro común no compartido con B. Además, el ancestro común de C y D ha adquirido muchas novedades evolutivas durante su evolución. En consecuencia A y B son más similares entre sí, que lo que es B respecto a C o D. En la siguiente discusión la filogenia de la figura 2a será referida como la filogenia original.

Tabla 1. Datos para la figura 1

	Characters																	
Taxones	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
OG	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
C	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
D	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

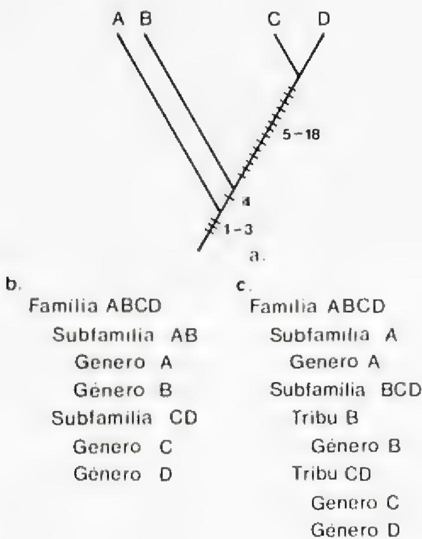


Fig. 2. Filogenía y clasificación. (a) la filogenia original basada en los datos de la Tabla 1, (b) una clasificación tradicional basada en la observación de que A y B son más similares entre si que lo que es B respecto a C y D, (c) una clasificación estrictamente filogenética.

Un taxónomo tradicional (Mayr 1981) clasificaría A y B en un único grupo (parafilético) y produciría la clasificación de la Fig. 2b. Un sistemático tradicional como Mayr (1981) diría que esta clasificación es superior a la clasificación estrictamente filogenética de la Fig. 2c, debido a que equilibra los dos aspectos del concepto de "relación", similitud y descendencia. Incluso justificaría sus conclusiones diciendo que A y B comparten una "zona adaptativa" común. ¿Cómo valoramos esta justificación?

Para ello tomaré como mi tesis la siguiente proposición. Si el axioma de ancestro común es el axioma básico del paradigma darwiniano, entonces las clasificaciones que son verdaderamente evolutivas deben ser lógicamente consistentes con las relaciones genealógicas mostradas en la filogenia original (Fig. 2a). Por "filogenia" quiero significar la estimación (o hipótesis) de la filogenia como lo muestra el análisis de caracteres. Para probar esta tesis debemos saber qué entendemos por "lógicamente consistente". Hull (1964:10) presentó dos criterios: (1) una clasificación (Fig. 2b, 2c) es consistente con la filogenia original (Fig. 2a) si por lo menos una de las posibles filogenias implicadas por la clasificación es la filogenia original, y (2) una clasificación es inconsistente con la filogenia original si, y solamente si, todas las filogenias reconstruídas a partir de la clasificación son diferentes de la filogenia original.

Wiley (1981b) discute estos criterios y la metodología para comparar las clasificaciones con las filogenias. El método consiste de tres pasos: (1) conversión de la clasificación en un diagrama ramificado (el cual no es una filogenia). Este paso permite comparar la clasificación directamente con la filogenia. (2) derivar todas las filogenias alternativas lógicas de la clasificación. En el caso de clasificaciones estrictamente dicotómicas, no habrá alternativas lógicas. En el caso de clasificaciones que listen varios grupos de igual valor jerárquico, habrá tantas filogenias alternativas como posibles soluciones dicotómicas a las ramificaciones múltiples del diagrama (que pueden, de hecho, ser muchos). (3) Buscar las filogenias alternativas que puedan ser derivadas de la clasificación y ver si alguna es idéntica a la filogenia original. Si una de las alternativas es idéntica, entonces la clasificación es lógicamente consistente. Si ninguna de las filogenias alternativas es idéntica a la filogenia original, entonces la clasificación es lógicamente incosistente (o en otras palabras, la clasificación es ilógica bajo el paradigma darwiniano).

An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso, 17: 32-41, 1986

LA FAUNA DEL BOSQUE DE LLUVIA NEOTROPICAL, UN ESBOZO ECOLOGICO PARA LA COMPRENSION DE SU ESTRUCTURA Y COMPOSICION

ERNST FITKAU

La hilea o sea la región de selva pluvial en las cuencas hidrográficas del Amazonas y del Orinoco han entusiasmado y animado, desde los tiempos de Humboldt, a los naturalistas a dedicarse a su investigación. Sin embargo, hasta mediados de nuestro siglo generalmente no se llegó más allá de un registro selectivo e incompleto del inventario específico de la flora y fauna. En la botánica este registro se limitó mayormente a las plantas vasculares grandes. En la zoología, las investigaciones se concentraron en los vertebrados y en aquellos invertebrados que eran, y son hasta hoy, estudiados más bien por aficionados y coleccionadores que por zoólogos profesionales. Ya se conoce hace más de cien años a las mariposas llamativas y a los escarabajos grandes de la Amazonia, aunque su riqueza en especies es enorme. Pero, en el caso de las mariposas nocturnas, los coleópteros pequeños, los insectos y otros invertebrados que son poco vistosos, el registro específico se encuentra recién en sus comienzos. Y su fin ni siquiera es apenas apreciable. Demasiado grande es la cantidad de especies y demasiado chico el número de zoólogos que se podrían ocupar en ella.

Entretanto una nueva dimensión comenzó a amenazar a la investigación zoológica y faunística de las selvas tropicales: es el tiempo. Si la destrucción del bosque sigue con tal rapidez como sucedió en los últimos dos o tres decenios -y nada hace suponer que se pueda parar esta devastación- entonces la solución de este problema del inventario le será más fácil a la próxima generación de biólogos. El bosque será destruido salvo unos cuantos fragmentos, y con él la plenitud específica tan grande, sin que la hubiéramos reconocido siquiera aproximadamente. Este es un pronóstico cruel del futuro. Si uno se ocupa hoy de la fauna selvática, no se puede evitar la impresión de que ya se está escribiendo un artículo necrológico sobre un ser condenado a muerte, aunque, como su abogado defensor, uno está sobrecargado de argumentos para su derecho de sobrevivir. De esta situación resulta obligatoriamente la siguiente pregunta: ¿qué es lo que todavía se puede y se debe averiguar del condenado en este poco de tiempo aún disponible? Mantengamos esta imagen simbólica. Si se trata de aclarar lo que sabemos realmente de nuestro cliente, el bosque de lluvia neotropical, además de las informaciones florísticas y faunísticas ya mencionadas, es alarmante el resultado. La cantidad de datos taxonómico-sistemáticos y morfológicos, así como de fenómenos biológicos, etológicos, ecológicos, fisiológicos y bioquímicos, a esperar, es tan enorme y la suma de lo que sabemos hasta ahora es tan insignificante, que tenemos que estar felices y agradecidos por cada información nueva que todavía podemos adquirir.

A la fecha no somos capaces de reconocer, cuáles y cuántas especies animales son liquidadas en una solá hectárea de bosque desmontado y quemado. Pero hay suficientes razones para suponer que con cada hectárea selvática destruida se disminuye el potencial genético del mundo y que la tierra empobrece en sentido biológico cada vez más y de manera irreversible. Sin vacilar son exterminados ante nuestros ojos los organismos que son los elementos de uno de los ecosistemas más complejos del mundo. Con ellos van a morir los ecosistemas forestales sin que hubiéramos entendido realmente su función y su significado para nuestra vida. ¿Cómo es posible que sobre los suelos más estériles de la tierra crezcan los bosques más ricos en especies? ¿Cómo es que ahí, donde faltan sustancias nutritivas, la diversidad específica de animales es particularmente alta? ¿Cómo puede vivir el bosque de la lluvia, cuya regularidad es producida por el bosque mismo? Estas preguntas van a adquirir importancia, a más tardar, cuando el bosque haya desaparecido, cuando las lluvias caigan con irregularidad sobre las áreas desmontadas y cuando la diversidad de vegetación y del reino animal se haya transformado en un desierto verde, vacío y sin futuro. Entretanto sabemos que, sin una cubierta forestal de alta diversidad específica, los suelos de la llanura

Zoologische Staatssamlung. Münchhausentr., 21 Münche, Alemania

(= outgroups) (Maddison, Donoghue y Maddison 1984), y las estrategias para la construcción de árboles utilizando técnicas de computación. Otras controversias permanecen planteadas, incluyendo el rol de los argumentos ontogenéticos en la determinación de sinapomorfías (Brooks y Wiley 1985; Kluge 1985; Nelson 1985; de Queiroz 1986), la relación entre sistemática y evolución (contrastar Wiley 1981a, con Nelson y Platnick 1981) y la naturaleza de los taxones como entidades (Ghiselin 1974; Hull 1976) o como clases naturales (Nelson y Platnick 1981).

CONCLUSIONES

La sistemática puede unirse a la revolución darwiniana solamente cuando los sistemáticos acepten y apliquen el principio general de genealogía como axioma integral de su campo de trabajo. Henning (1966, 1968) aportó una metodología de investigación explícita, la sistemática filogenética, la cual provee a la comunidad sistemática con las herramientas necesarias para descubrir las relaciones de ancestro común y la filosofía básica para transformar nuestros descubrimientos en una clasificación que pueda ser utilizada en investigaciones evolutivas. La sistemática puede retomar su lugar como la disciplina evolutiva primaria si los sistemáticos empleasen estas herramientas. La teoría evolutiva ha sufrido por largo tiempo la carencia de una sistemática verdaderamente evolutiva.

Agradecimientos: al comité organizador y al Dr. Francisco Sais por haberme invitado y por haber hecho posible mi participación en el Congreso Latinoamericano de Zoología. Extiendo mi agradecimiento al Sr. Rafael de Sá por haber traducido mi presentación al español. Finalmente, quiero agradecer al Sr. Kevin de Queiros por haber escrito un trabajo claro e interesanta, que meinspiró a pensar sobre el tema.

REFERENCIAS

ASHLOCK, P. D. 1971. Monophyly and associated terms. Syst. Zool. 20:63-69.
ASHLOCK, P. D. 1974. The uses of cladistics. Ann. Rev. Ecol. Syst. 5:81-99.
ASHLOCK, P. D. 1979. An evolutionary systematist's view of classification. Syst. Zool. 28:441-450.
BROOKS, D. R., and E. O. WILEY. 1985. Theories and methods in different approaches to phylogenetic systematics. Cladistics 1:1-11.
BROOKS, D. R., and E. O. WILEY. Evolution as entropy. Towardsa unified theory of biology. University of Chicago Press, Chicago.
BRUNDIN, L. 1966. Transantartic relationships and theirsignificance, as evidenced by chironomid midges. Kungl. Svenska Vetenskap. Handl. 11:1-472.
DARLINGTON, P.J., Jr. 1970. A practical criticism of Henning-Brundin "Phylogenetic Systematics" and Antartic Biogeography. Syst. Zool. 19:1-18.
DARWIN, C. R. 1859. On the origin of species by means of natural selection. John Murray, London.
DE QUEIROZ, K. 1985. The ontogenetic method for determining character polarity and its relevance to phylogeneticsystematics. Syst. Zool. 34:280- 299.
DE QUEIROZ,K. 1987. Systematics and the Darwinian Revolution. Philos. Sci. (in press).
DUPUIS, C. 1978. Permanence et actualite de la systematique: La "Systematique Philogenetique" de W. Hennig (Historique, Discussion, choix de references). Cashiers des Naturalistes 34:1-69.
DUPUIS, C. 1984. Willi Hennig's impact on taxonomic thought. Ann. Rev. Ecol. Syst. 15:1-24.
ELDREDGE, N., and J. CRACRAFT. 1980. Phylogenetic patterns and the evolutionary process. Columbia University Press, New York.
FARRIS,J. S. 1979. The information content of the phylogenetic system. Syst. Zool. 28:483-519.
FARRIS, J. S. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. Advances in Cladistics, vol. 2. Columbia University Press, New York: 7:36.
GHISELIN, M. T. 1969. The triumph of the Darwinian method. University of California Press, Berkeley.
GHISELIN, M. T. 1974. A radical solution to the species problem. Syst. Zool. 23:536-544.
HENNIG, W. 1950. Grundzuge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Duetscher Zentralvertlag, Berlin.
HENNIG, W. 1966. Phylogenetic systematics. University of Illinois Press, Urbana.
HENNIG, W. 1968. Elementos de una sistemática filogenética. Editorial Universitaria de Buenos Aires. Buenos Aires, Argentina.
HULL, D. L. 1964. Consistency and monophyly. Syst. Zool. 13:1-11.
HULL, D. L. 1973. Darwin and his critics: the reception of Darwin's theory of evolution by the scientific community. Harvard University Press, Cambridge, MA.
HULL, D. L. 1976. Are species really individuals? Syst. Zool. 25:174-191.
HULL, D. L. 1987. Science as a process: An evolutionary account of the social and conceptual developments of science. University of Chicago Press, Chicago, IL.
KLUGE, A. G. 1984. The relevance of parsimony to phylogenetic inference. In: Cladistics: Perspectives on the reconstruction of evolutionary history (T. Duncan and T. Stussey, eds.). Columbia University Press, New York: 24-38.
KLUGE, A. G. 1985. Ontogeny and phylogenetic systematics. Cladistics 1:13-27.
MADDISON, W. P., M. J. DONOGHUE, and D. R. MADDISON. 1984. Outgroup analysis and parsimony. Syst. Zool. 33:83-103.

Al anochecer era imposible estar fuera del mosquitero y de día abundaban los mosquitos de las familias de culícidos, simúlidos y ceratopogónidos. Se podía observar garzas, cormoranes, gallinetas de agua y patos silvestres como también caimanes e iguanas en las cochas con su vegetación flotante y diversa, que muchas veces cubría partes grandes de la superficie del agua. Cuando era su tiempo, los huevos anaranjados de las ampularias brillaban por todos lados sobre las ramas emergidas sobre la superficie acuática. Estos caracoles han desarrollado hasta formas gigantes en aquella parte de la Amazonía.

Es fácil comprender que la Vârzea, o sea el valle de inundación producido en la llanura recientemente por el inmenso río Amazonas, debe ser considerada en sentido ecológico como un cuerpo forastero en el paisaje central-amazónico que ya se formó en la época del terciario. La expresión alemana para esta situación, "umraumfremd", que en castellano significa más o menos "extraño al ambiente", fue creada por el ecólogo Helmut Schwabe, seguramente bien conocido a los colegas chilenos de mayor edad. Creó esta palabra para las fuentes termales en el país de Islandia, que en cualquier otro lugar de su área es muy frío. Antes que Schwabe llegara a Chile para dos decenios, estudió en aquellas fuentes la vegetación de algas adaptadas al calor.

Para el ecosistema aislado insular de Islandia el factor ecológico más importante es la temperatura. En nuestro caso, en la Amazonia central, hay dos espacios vitales mayores, la Vârzea, que en sentido geológico es joven, y la "terra firme" que es mucho más vieja. El clima es idéntico en las dos regiones y de igual manera lo son las fluctuaciones estacionales del nivel de agua. En ambas zonas esta periodicidad tiene consecuencias ecológicas colosales. Las diferencias se presentan en la situación geoquímica de los dos tipos de paisaje, mejor dicho en la desigualdad de la cantidad de recursos nutritivos disponibles. Esto se manifiesta tanto en los suelos como en las aguas.

Fue uno de mis objetivos estudiar la situación limnoquímica de las aguas porque es un buen indicador para el contenido nutritivo de los suelos amazónicos drenados por los ríos. Esto ya lo había demostrado Harald Sioli antes de mí. El Río Negro y sobre todo sus afluentes central-amazónicos son tan pobres en electrolitos que impiden el desarrollo de algas y de una vegetación acuática submersa o emersa. Así falta el alimento directo o indirecto para la fauna acuática, y respectivamente estas aguas en general contienen pocos peces. También la fauna de invertebrados es escasa, lo que explica la falta de aves acuáticas. En estos ríos se encuentra sólo esporádicamente Anhingas o pavos de agua, pumagarzas y martines pescadores. Todas esas son aves que se alimentan de peces. Se dice que antes allí también hubo cantidades mayores de caimanes.

Completamente diferente es la limnoquímica del Río Amazonas y de sus afluentes. Su contenido nutritivo es relativamente alto. Las plantas flotantes *Eichhornia, Pistia, Paspalum* y otras hierbas presentan allí los índices de producción primaria más altos jamás medidos. Las fluctuaciones anuales del nivel de agua son fuertes y comprenden alrededor de diez metros. Así provocan que las ramas laterales laguniformes se sequen parcialmente, causando la muerte de grandes partes de la biomasa vegetal. Las plantas muertas casi no sirven a la fauna. Hace 50 años, cuando los caimanes todavía no tenían valor comercial, abundaban allí las especies *Melanosuchus niger* y *Caiman crocodilus.* La segunda especie, el caimán o lagarto blanco, se reproduce con tal rapidez, que se ha podido mantener en esos ríos hasta hoy. Antes de que las orillas y partes adyacentes de los ríos fueran usadas para la agricultura, vivían allí poblaciones densas de capibaras y tapires, y en las aguas había Manatíes, *Trichechinus inagris,* tortugas enormes de la especie *Podocnemus expansa* y el gigante entre los peces amazónicos, el osteoglosso *Arapaima gigas,* conocido como paiche o pirarucú.

¿Cómo se produce en un paisaje tal pobreza o riqueza geoquímica? Es un fenómeno tan fácil de comprobar mediante la composición química de las aguas y los ecosistemas acuáticos. Bajo las condiciones del clima húmedo tropical, los procesos de erosión, descomposición y formación del suelo suceden hasta cien veces más rápidos que en las zonas templadas del mundo. Las masas de piedras son descompuestas rápidamente. Así resultan sales solubles que son acarreadas por las aguas subterráneas o absorbidas inmediatamente por las plantas. Pero también en las partes superficiales del suelo desaparecen en poco tiempo los iones de metales que son integrados en los minerales arcillosos y pueden ser extraídos o intercambiados. Este envejecimiento de los suelos causa el desarrollo de arcillas caoliníticas que no contienen más que óxidos de aluminio y de silicio. No abarcan reservas de sales nutritivas ni son capaces de ligar tales iones de sales

neotropical. Las especies central-amazónicas producen pocas semillas muy pequeñas, que quedan hasta su madurez en cápsulas que no pueden ser abiertas por ningún animal. En los suelos más fértiles de las regiones marginales crece la Nuez del Brasil, perteneciente al género *Bertholecia*. Produce muchas semillas grandes pero éstas tampoco pueden ser comidas por animales, porque permanecen en las cápsulas grandes y cerradas. En el caso de germinación se desarrolla solamente una planta por cápsula, mientras que las semillas restantes sirven como reservorio alimenticio para el embrión. En el terreno de aluvión de la Vârzea amazónica, que es fértil y que recibe siempre nuevo sedimento durante las inundaciones, se encuentran los árboles de *Sapucaia*. Sus cápsulas son muy grandes y se abren antes de caer de las ramas, botando cantidades de semillas parecidas en su sabor a la Nuez del Brasil. Estas semillas no son protegidas por cáscaras y caen al suelo que en los tiempos de madurez de las nueces, todavía sigue cubierto por agua. Así hay una variedad de árboles en la Vârzea que cargan frutos preferidos por los animales. Los frutos del Arbol del Caucho, género *Hevea,* forman, por ejemplo, una parte notable del alimento de los peces, especialmente en los ríos andinos de agua blanca.

En el bosque de "terra firme" central-amazónico no se encuentran productos vegetales de los que se podría vivir. Hasta el palmito de las palmeras es amargo e incomible. En las chacras desmontadas y quemadas crecen solamente caña de azúcar, mandioca o yuca y piñas. Las últimas dos necesitan dos años hasta su cosecha sin demostrar calidad extraordinaria. El cultivo de frejoles, maíz y maní o cacahuates no vale la pena y la cría de animales domésticos es casi imposible. Ya mencioné el interior del país despoblado cerca a Manaus. Es uno de los macroespacios con el menor número de habitantes del mundo, aunque es fácil de alcanzar por vía fluvial. Así se parece en la densidad de su población a los desiertos secos o fríos.

Después de haber comprendido la historia geológica de la Amazonía central, se puede clasificar a la llanuras viejas de sedimentación como estado terminal en la evolución de paisajes. Bajo condiciones climáticas húmedo-tropicales no existe dinámica de erosión particular, por lo que los factores ecológicos abióticos demuestran una continuidad pronunciada. Esta se presenta también en la falta permanente de sustancias nutritivas para las plantas y por lo menos para los animales que dependen de productos vegetales. Parece que el bosque de lluvia tropical alcanzó sobre tales planos de sedimentación, grandes y antiguos, una clase de clímax o sea un cierto punto final en su desarrollo. En los suelos más pobres cerca a Manaus encontramos hasta 500 especies de árboles, palmeras y sogas en una sóla hectárea. Esta es la mayor diversidad forestal conocida en bosques tropicales. Me falta el tiempo para entrar en detalles de la estructura del bosque, pero se puede suponer que la vegetación sobre estos suelos envejecidos y extensamente pobres, ha desarrollado su diversidad por cuenta de ciertos grupos animales. El aumento de la riqueza forestal es una adaptación eficaz que mejora el aporte de elementos nutritivos que contiene la lluvia y que resulta de la descomposición de la hojarasca del suelo, ya que el suelo mismo no satisface las necesidades alimenticias.

Seguramente el filtro biológico que reúne los elementos alóctonos y la recuperación de las sustancias autóctonas se hacen más eficaces con el aumento de la diversidad específica de la vegetación.

La diversidad alta de la vegetación arboriforme se disminuye en la periferia de la Amazonía y en la zona preandina. Esto es independiente del tipo del bosque en las márgenes amazónicas. Al norte y al sur la cubierta forestal pierde su carácter siempre verde y es reemplazada por sabanas, mientras que al oeste ocupa una zona de clima húmedo tropical muy acentuado y se convierte más allá en bosque montañés andino en la zona conocida como "ceja de la selva".

La densidad y diversidad de las especies animales mayores, más fáciles de notar y la biomasa de esta parte faunal, aumenta evidentemente de manera opuesta a la disminución de la diversidad vegetal arboriforme desde el centro hasta la periferia. No sabemos si eso también sucede con la diversidad específica de las formas poco llamativas, sobre todo de los artrópodos.

Mi colaborador de antes, el señor Klinge, conocido aquí en Chile también como edafólogo, y yo, una vez hemos tratado de comparar los valores de biomasa de la vegetación y la fauna de un bosque de terra firme central-amazónico. En gran extensión deberá existir por allí la relación más desfavorable de biomasa vegetal y animal que se conoce en la biósfera. Parece que en un paisaje de pluviselva maduro los animales son tolerados solamente

tropical húmeda degenerarán continuamente y con rapidez más o menos pronunciada.

Con el bosque de lluvia tropical la naturaleza ha desarrollado una posibilidad de favorecer y mantener la vida, ya hace más de cien millones de años, bajo las condiciones climáticas ecuatoriales. La plenitud específica de plantas y animales, la multitud de hongos, bacterias y virus, todavía inapreciable, todos adaptados a un complejo de factores ambientales bióticos y abióticos, están integrados en un sistema ecológico que, por otra parte, contribuye a la formación de esos factores esenciales para su supervivencia.

Como cualquier otro ecosistema, la pluviselva nació de las acciones recíprocas entre los seres vivientes y su medio ambiente inanimado. En este caso, se formó condicionada por el clima cálido y húmedo y por los horizontes geológicos que producen los suelos tropicales. Se desarrolló en todos los lugares que ofrecen suficiente calor y lluvias durante todo el año. Casi la mitad del continente sudamericano cumple con estas condiciones. Según el lugar, se pueden esperar diferencias en la repartición anual y en la cantidad de las precipitaciones. De los diversos tipos de topografía y de subsuelo geológicos dependen los distintos suelos y las circunstancias de las aguas subterráneas. De lo mencionado, resultan bosques distintos en su composición y su fauna. Estas diferencias existen de facto en alto grado en la pluviselva, aunque no son obvias cuando se observa la alfombra verde y cerrada que representa el bosque tropical visto desde lo alto de un avión.

Las diferencias de la fauna pueden ser tan notables que resulta difícil encontrar todavía lo común que hace de este macroespacio una unidad.

Intentaré aclarar las relaciones ecológicas que probablemente son responsables del desarrollo y composición de la fauna amazónica que es tan característica y que se distingue fuertemente de la de bosques de lluvia tropicales de otros continentes.

Mis impresiones más importantes de la selva neotropical y de su fauna las tuve durante una estadía de varios años en Manaus, donde trabajé en el INPA, en Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. Estudié principalmente la fauna de invertebrados acuáticos. Esto fue hace 25 años, o sea en una época en la que los brasileros recién habían comenzado con el desmonte para las primeras carreteras selváticas. Así tuve que realizar mis excursiones por vía fluvial. Durante mis extensos viajes en bote llegué a conocer poco a poco, pero intensivamente, el interior del país y así la parte central de la selva pluvial, la llamada Amazonia Central.

La experiencia principal de aquellos tiempos, que en mi opinión favoreció considerablemente mi comprensión de la ecología de los trópicos húmedos, fueron el abastecimiento totalmente insuficiente con productos alimenticios en Manaus y durante mis estadías en el interior del país. Manaus que en aquella época tuvo 120.000 habitantes y era capital de una región de un millón y medio de kilómetros cuadrados, habitada por medio millón de moradores, no fue capaz de alimentarse de sus propios recursos y dependió de importaciones provenientes de lugares fuera de la Amazonía. De vez en cuando los víveres necesitados no llegaban. Con seguridad las causas fueron fallas humanas y no el hecho de que no existieran suficientes chacras para cultivar frejoles, arroz y alimento para los animales domésticos. Aunque la infraestructura era primitiva y poco desarrollada, hubiera sido posible producir por lo menos algunos víveres y venderlos en los mercados.

Otra cosa que me impresionó fuertemente fue que, saliendo de Manaus, se podía efectuar excursiones a dos mundos amazónicos completamente diferentes. Cuando yo me encontraba en un afluente del Río Negro al norte de Manaus, estaba en un paisaje natural casi totalmente despoblado y no usado para la agricultura. Muchas veces no vi ni seres humanos ni aves acuáticas durante días. Me era muy agradable que ni de noche ni de madrugada fuera molestado por zancudos en mi hamaca y que de día no me siguieran simúlidos o ceratopogónidos. En las aguas faltaban tanto plantas acuáticas como caracoles y conchas. Lo último me pareció llamativo por ser coleccionador de moluscos desde muchos años.

Sin embargo, si viajaba a sitios igualmente distantes que los descritos, pero situados al sur de Manaus, alcanzaba la Vârzea o sea la zona de inundación del Río Amazonas con sus numerosas cochas, lagunas y ramas laterales. Allí me encontré en una región explotada intensamente por agricultura y pesca y con una población relativamente densa, aunque las áreas habitadas y cultivadas se concentraron a orillas de los ríos que son inundadas con regularidad en la estación lluviosa.

Central, también son válidas para la Amazonía. Aquellos estudios fueron realizados por las sociedades "Royal Entomological Society of London" y "Linnean Society". Las investigaciones hacen suponer que deberían existir por lo menos unas diez millones de especies animales trópico-continentales.

De lo relatado habrá resultado con claridad que no se puede generalizar la idea tradicional del bosque de lluvia tropical como el macroespacio vital más favorable y con la diversidad animal más alta. Tanto extrema riqueza como pobreza pueden aparecer en diferentes zonas de la misma región faunal trópico-neotropical, como lo demostró el ejemplo de los caracoles terrestres. Muchos grupos animales, ya bien conocidos, desarrollaron en la región neotrópica la riqueza específica más grande del mundo, pero la mayor parte de estas especies no vive en la pluviselva verdadera, aunque ésta ocupa un tercio de toda la región.

La región neotropical abarca, igual como en el caso de los moluscos, un tercio de la fauna mundial de anfibios y de aves. De las 1200 especies de anfibios, viven probablemente sólo 250 en la región amazónica. De las 3000 especies de aves, habita sólo una sexta parte el bosque de lluvia, o sea unas 500 especies. Y sólo 22 de las 300 especies de picaflores pertenecen a este grupo.

Lamentablemente los datos sobre los mamíferos amazónicos son muy incompletos. Parece que sólo un cuarto de las 810 especies neotropicales viven en la selva pluvial. La mitad son murciélagos y el resto es dominado por especies de roedores chicos y de tamaño medio. Es probable que sólo un tercio de los mamíferos no voladores y adaptados al bosque neotropical se encuentra en la Amazonía central. La mayoría es limitada en su distribución a las márgenes amazónicas y a los bosques de lluvia fuera de esa región. Esto es particularmente evidente en el caso de los ratones acuáticos, familia Cricetidae, y de los marsupiales, familia Didelphidae. Todos los monos sudamericanos son arbóreos, en contradicción a los primates paleotrópicos. Todos son relativamente pequeños y tienen una cola prénsil como adaptación a la vida arborícola. También en el caso de los monos la mayor diversidad específica y densidad de individuos se concentra fuera de la Amazonía.

Hay que mencionar también el orden Xenarthra, a los armadillos, perezosos y osos hormigueros. Las tres familias son representadas por pocas especies en la región central amazónica. La mayor diversidad de armadillos se desarrolló fuera del bosque de lluvia. Pero tampoco se debe olvidar la riqueza amazónica en peces que en parte exhiben formas grandiosas y colores magníficos. Se espera unas 2000 especies. La fauna de invertebrados acuáticos que habita este enorme complejo de aguas continentales, es en cambio mucho más pobre en especies que la europea que sin embargo vive en un continente muchas veces más chico. Como ya he dicho antes, la escasez en sustancias nutritivas impide el crecimiento de algas y plantas acuáticas en la Amazonía central. La cadena trófica se basa sobre las sustancias orgánicas producidas por el bosque, que llegan a caer al agua o son acarreados por la lluvia. No sólo en el suelo sino también en el agua las hojas y la madera recién pueden ser consumidas en forma indirecta después de su descomposición por microorganismos y su transformación en esporas e hifas fúngicas. En los riachuelos selváticos existe una fauna animal especializada que usa este elemento alimenticio y posibilita así el desarrollo de un ecosistema altamente diverso. Pero este sistema se desmorona poco a poco cuando los ríos se van ensanchando y comienzan a cargar un volumen más grande de agua.

Lleguemos al fin. La selva amazónica, especialmente su región central, no corresponde a la opinión usual del bosque tropical publicada en los libros de historia natural. Cualquier zoólogo que se encuentra por primera vez en la selva, sufre una desilusión en vista de la aparente pobreza faunal. No puede ver más que hormigas y nidos de comején o de abejas sobre los troncos de los árboles. Hay que tener buena vista, un oído fino y experiencia para notar la presencia de los animales que nos llaman la atención con colores fuertes o con sonidos. La diversidad enorme, de la que siempre se habla, es dada solamente para artrópodos, peces y anfibios. Es mucho menor en el caso de los reptiles y alcanza un nivel bastante bajo respecto a los pájaros y particularmente a los mamíferos. Temperatura y clima son óptimos en la selva pluvial, lo que es ventajoso para muchos artrópodos y organismos poiquilotérmicos, pero la disponibilidad de alimento para animales de potencia energética alta es limitada por falta general de sustancias nutritivas. La vegetación es obligada a economizar sus gastos de estos elementos alimenticios y de manejar el ciclo nutritivo con cuidado. Las hojas por ejemplo, son protegidas fuertemente contra el consumo animal. Las plantas producen cantidades limitadas de se-

alimenticias. Estos oxisolios libres de sustancias nutritivas se forman, sean cuales sean los minerales o las piedras originales, en cualquier parte de los trópicos sobre planos de sedimentación o en los lugares donde aparecen formaciones de rocas niveladas de diverso origen.

En las zonas tropicales donde todavía no son niveladas las montañas, no se produce este envejecimiento de los suelos, porque hasta en los sitios con poca inclinación o con cubierta forestal, la capa superficial del suelo es desmontada y rebajada continuamente por medio de erosión. De esa manera siempre hay nuevo material de roca madre para proporcionar sales nutritivas a la vegetación. Aquí tenemos la clave para entender, por qué en los bosques de lluvias del sudeste de Asia hay regiones tan fértiles y tan densamente pobladas. Además hay que considerar que, por ejemplo en Java, las montañas son muchas veces compuestas por rocas volcánicas que son corroidas rápidamente y que contienen muchas sustancias nutritivas.

El Río Amazonas y sus afluentes desaguan a una montaña joven y rica en volcanes. Han sedimentado material de erosión fresco, aún no descompuesto, al pié de la montaña en forma de una faja ancha. Así han creado una zona preandina de riqueza geoquímica. El efecto de los procesos de erosión y de sedimentación de estos ríos es intensificado por las inundaciones anuales. Nuevo material andino y sedimentos preandinos ya depositados son transportados en los valles fluviales hasta llegar al Amazonas que carga el material al Océano Atlántico. La Vârzea de la Amazonía central es, en sentido geológico, pedológico y geoquímico una prolongación de la zona preandina. Unicamente las fluctuaciones pronunciadas del nivel de agua son responsables del hecho de que el paisaje de la Vârzea contenga sólo una parte de los elementos faunísticos y florísticos que ocurren en Los Andes.

La Amazonía central es rodeada al norte, este y sur por antiguas montañas primordiales ya niveladas. La llanura central-amazónica fue llenada por última vez en la época del terciario con material de erosión procedente de aquellos terrenos primarios, tratándose mayormente de arenas y arcillas ya descompuestas y corroídas. Sobre esas formaciones con contenido electrolítico muy reducido, se desarrollaron más tarde aquellos suelos oxisólicos que pertenecen a los substratos más oligotróficos del mundo.

Los suelos enriquecen notablemente en los lugares donde las capas de sedimentos central-amazónicos colindan con las montañas primordiales niveladas. La cantidad de sustancias alimenticias en suelos y aguas crece más y más en aproximación a la divisoria hidrográfica de los ríos donde, en parte, todavía se elevan montañas. Pero sobre los planos nivelados también pueden ser depositados sedimentos de origen terciario o cuaternario, como los conocemos de partes de la Amazonía central. Entonces se puede producir una escasez comparable de sustancias nutritivas. Al otro lado, las formaciones graníticas y gnéisicas pueden ser cubiertas por masas de piedras más jóvenes de origen marino o volcánico. Esto sucede sobre partes de la placa continental brasilera y ofrece condiciones geoquímicas favorables para la formación del suelo.

Durante mis estudios limnológicos junté suficientes datos químico-acuáticos para una división ecológica de la cuenca fluvial amazónica. La región central, empobrecida en sentido geoquímico, se convierte en el oeste, o sea al pie de los Andes, en una zona relativamente rica, cruzada de oeste a este por la prolongación de esta zona preandina a lo largo del valle del Amazonas. Al norte, este y sur la Amazonia central es rodeada por las zonas marginales septentrionales y meridionales, que son de heterogeneidad geológica y geoquímica. Sobre todo la falta extraordinaria de calcio en los suelos y las aguas corrientes distingue a la Amazonia central de su periferia.

Esta clasificación ecológico-geoquímica de la cuenca amazónica facilita la comprensión de las diferencias faunísticas dentro de los trópicos neotropicales y en comparación con las faunas paleotrópicas. Las diferencias graduales en la disponibilidad de sustancias alimenticias para el bosque se refleja en el contenido nutritivo de las plantas. Una comparación de los contenidos de calcio en pruebas analíticas de suelos, aguas y plantas de Puerto Rico, Panamá, Colombia, Venezuela y la región amazónica demuestra que el contenido nutritivo de las plantas disminuye de igual manera que la oferta de sustancias alimenticias desde el Caribe, con formaciones ricas en calcio, hasta el centro de la hilea donde el contenido de calcio es mucho menor que el promedio mundial.

La oferta de elementos nutritivos se refleja además en la disponibilidad de alimento para la fauna y también para el hombre. Un ejemplo claro lo da la familia de árboles Lecythidaceae, con muchas especies en la región

ejemplo lo dan las aves frugívoras de las familias Pipridae y Thraupidae que son especialmente llamativas porque su plumaje exhibe colores hermosos. Su espacio evolutivo se ubica en las zonas marginales al norte y oeste de la Amazonía.

En los bordes meridionales y septentrionales la densidad de individuos de animales grandes ya es reducida, y alcanza su mínimo en el centro amazónico. Un ejemplo es la disminución de consumidores de plantas y hojas. En las copas de los árboles de la Amazonía central ocurren sólo muy pocos ortópteros, los que abundan enormemente en otras partes.

La utilidad y las posibilidades de explotación para el hombre son muy limitadas en la Amazonía. Alcanzan su mínimo sobre los suelos envejecidos y empobrecidos. La Amazonía central nunca fue un espacio de colonización verdadero para el ser humano ni lo será en el futuro. En las regiones marginales explotables hasta cierto grado se debería tratar con mucho cuidado a los bosques. Y se debe evitar el sacrificio de su vida inmensamente rica por una ganancia que solamente puede ser limitada y de muy poca duración.

hasta cierto grado, o sea sólo si son necesitados para mantener el bosque bajo las condiciones nutritivas extremas ya mencionadas.

Siempre que sea posible, el bosque excluye a los animales de la circulación de la materia para acortar el ciclo nutritivo ahorrando elementos alimenticios disponibles y economizando su manejo. Hojas y madera son envenenadas o endurecidas fuertemente con sustancias de alto peso molecular para prevenir su consumo. Semillas y frutos en general son de tamaño pequeño y producidos en cantidad limitada. Muchas veces son protegidos por envolturas o cáscaras fuertes que evitan que sean comidos por animales. Ya dí el ejemplo de la familia Lecythidaceae para este fenómeno. Sólo una multitud de insectos que favorecen el ciclo nutritivo con la descomposición mecánica y química de la madera, se pudo desarrollar considerablemente. Abundan comejenes y coleópteros, como Cerambycidae, Buprestidae y Passalidae, que acaban con la madera enferma o muerta. También las hormigas y avispas omnipresentes contribuyen al ciclo material. Otros insectos, por ejemplo ciertos himenópteros, son necesitados para la polinización y vertebrados pequeños para la dispersión de semillas.

El aporte alimenticio parece ser muy escaso para los consumidores finales que son representados por pocos grupos desarrollados, como anfibios, reptiles y aves. La pirámide trófica termina con jaguar y puma, o sea con los mismos elementos faunísticos como en el resto del continente. Sin embargo se encontró y tal vez se encuentra todavía a ejemplares de estas dos especies de félidos mucho más grandes en los valles andinos que en el interior de la Amazonia. Se dice que en los Andes pueden alcanzar el tamaño doble.

La densidad de animales grandes es extraordinariamente baja en la Amazonía central. Esto es indicado por la falta de coprófagos como moscas y escarabajos. Estas especies abundan en las zonas marginales en cualquier lugar donde hay alimento adecuado. El comportamiento de las moscas negras o simúlidos central-amazónicos puede ser interpretado así también. Sus larvas son comunes en las aguas corrientes, pero los insectos adultos no atacan al hombre. En las regiones marginales, sin embargo, son una de las plagas más desagradables. Un viejo misionero amazónico me dijo una vez que estos demonios seguramente le ayudarían a evitar el purgatorio.

El comportamiento nómade o vagabundo de ciertos animales, sobre todo de los que viven en grupos mayores, seguramente es provocado por la escasez del alimento. Las manadas migratorias de pecaris, los jabalíes sudamericanos, son conocidas en toda la Amazonía. Dicho sea de paso que el comportamiento de las hormigas migratorias es análogo en este sentido. Muy poco sabemos sobre la extensión de los areales necesitados para la alimentación de una manada de monos o de un grupo de guacamayos. Estas áreas deben ser bastante grandes para garantizar la supervivencia. Nada sabemos sobre las causas de las migraciones estacionales de algunas aves, por ejemplo de los tucanes.

La pobreza nutritiva de los suelos se expresa en la falta de una fauna edáfica bien desarrollada, sólo abundan hormigas y comejenes. Los árboles extraen tantas sustancias nutritivas de las hojas viejas que la hojarasca del suelo ya no ofrece suficiente alimento a los animales. El alimento básico de la fauna edáfica está compuesto casi exclusivamente por hongos. Estos aparecen generalmente como micorriza que transporta a los elementos nutritivos extraídos de la hojarasca directamente hacia los haces conductores en las raíces de los árboles. Las hifas fúngicas pueden ser consumidas solamente por una microfauna especializada.

Además faltan en la mayor parte de la Amazonía planarias terrestres, onicóforos y limazas, grupos que son comunes y ricos en especies en las zonas exteriores. Otra vez menciono la escasez de conchas y caracoles tanto terrestres como acuáticas, con conchas de cal, en la Amazonía central. Lo que sí se encuentra, y a veces con abundancia, es la especie grande *Ampullaria papyracea* que habita los afluentes del Río Negro y cuya concha es compuesta de conchiolina. Sin embargo, la fauna terrestre de moluscos tampoco es muy diversa en las zonas marginales. Esto es llamativo porque los neotrópicos son la región más rica en especies de caracoles terrestres del mundo. Pero más de la mitad de estas especies es limitada endémicamente a las Islas de las Antillas.

Ya mencioné al principio que el conocimiento sobre la fauna de invertebrados tropicales, en particular de los artrópodos, es tan insuficiente que no se puede presentar detalles sobre su distribución. No sabemos si las observaciones sobre la diversidad específica de insectos en algunos árboles, hechas en América

An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso, 17: 43-51, 1986

MAMIFEROS COMO RESERVATORIOS DE ZOONOSES

FERNANDO DIAS DE AVILA

O século XIX foi palco da polêmica final sobre as relaçoes de parentesco do homen com as demais especies de animais. Sua constituiçao biológica e seus atributos culturais forneceram os argumentos utilizados pelos que viam nele, uns o anjo decaído, outros o mono evoluido.

Na época das grandes exploraçoes geográficas, após a Idade Média, foi necessarária a expediçao de uma Bula Papal *por* Paulo II, em 1537, *sustentando que os indígenas das áreas em descobrimento pela Europa eram membros da mesma familia humana, como tal tendo almas, espírito, consciência e direitos ao respeito dessa mesma familia universal.* (Reis 1971). No seu relato da conquista das ilhas do Pacífico, Michener e Day revelam o desprezo dos europeus pela vida dos nativos, que ñao eram considerados criaturas totalmente humanas.

Em 1862, Thomas Huxley concluia um estudo sobre a *Posiçao do Homen na Natureza,* no qual procurava derrubar as barreiras conceituais e preconceituais que lhe atribuiam posiçao taxonômica privilegiada, imediatamente abaixo da dos anjos. Em 1877, Quatrefages, em seu livro sobre *A Espécie Humana* tentava, por outro lado, demonstrar que o homem merecia lugar de destaque na criaçao - e algumas raças, mais do que outras. Discordou de Lineu que, apesar de fixista, colocara-nos na mesma ordem dos macacos, e de Huxley que nos rebaixou ao nível dos demais mamíferos. Para Quatrefages, as enfermidades seriam comuns a todas as raças, com certas particularidades de sensibilidade e resistência, atribuidas a características raciais e ñao a fatores geo-ecológicos ou sociais.

Em 1946, Hooton admitia como parte dos estudos antropológicos, a classificaçao dos "tipos de temperamento", baseada na escala de Sheldon, que a organizou a partir da análise psicológica realizada sobre amostras de grupos sociais distintos, incluindo "um pequeno grupo de pessoas eruditas". Entre os itens dessa escala contam-se: gula, inclinaçao por cerimoniais, amor a aventura, sede de poder, sono profundo, indiferença espartana a dor, agorafobia, introversao, e outras "características" subjetivas, impossíveis de serem medidas ou quantificadas.

Nao é admirar, portanto, que estudos ecológicos sobre reservatórios animais e hospedeiros nao-humanos só se hajam desenvolvido no século XX, a partir dos trabalhos pioneiros de Manson (1877) e de sua escola, e como consequência do progresso da etología, a ciência do comportamento animal, da psicologia e da sociologia aplicadas à saúde pública. O maior progresso ocorreria por ocasiao da Segunda Guerra Mundial.

HISTORICO

Desde a antiguidade o homem relacionou o surgimento de certas doenças e epidemias com a presença ou influência de animais que pressagiam maus agouros. Cobras e sapos sao tidos, popularmente, como transmisores de cobreiros ou herpes; corujas e morcegos pressagiam a morte e as superstiçoes ligadas à fauna sao muitas e variadas. Das dez pragas do Egito, anunciadas por Moisés (Isaías VII-18-19), cinco sao animais: ras, piolhos, moscas, pestes dos animais e gafanhotos. Lambrecht, ao discutir o papel das zoonoses na evoluçao dos hominídios, no continente africano, reconhece na mençao bíblica às moscas, referência a *Glossina.*

Há mais de mil anos os povos orientais associavam as epidemias de peste bubônica à presença de ratos eo relato bíblico da derrota dos israelitas pelos filisteus (1 Samuel 5) constitui a primeira referência segura a esta doença. Levada a Arca do Senhor de Ebenézer para Asdode, recaiu o castigo divino sobre os vencedores: *Os homens que ñao morreram eram atingidos com os tumores.* Após sete meses consultaram, os filisteus, os sacerdotes e adivinhos, que recomendaram a devoluçao da

Instituto de Biociencias, Departamento de Zoología. Universidad Federal do Rio Grande do Sul Porto Alegre/Basil.

millas o frutos que además son de poco valor nutritivo para los animales.

El bosque húmedo tropical, sobre todo el de la Amazonia, no es un espacio adaptivo adecuado para animales homotérmicos mayores. La transformación de la materia y el balance energético son en general desfavorables bajo las condiciones dadas en aquellas zonas. Todavía no se sabe con seguridad por qué han sobrevivido de la macrofauna terciaria neotropical sólo el tapir y el manatí. Es posible que la desaparición de la fauna restante pueda ser relacionada al envejecimiento del paisaje y a las fluctuaciones areales o sea las expansiones o regresiones del bosque de lluvia en la época del pleistoceno. Es evidente que el metabolismo de los herbívoros grandes es afectado fisiológicamente por las temperaturas anuales altas y por la humedad permanente que existen en la llanura amazónica. Los mamíferos más grandes, tapir y capibara, prefieren estar muchas horas del día en el agua aunque buscan su alimento en tierra seca. Necesitan el refresco en el agua que en aquellos lugares puede tener hasta treinta grados centígrados. El tapir de montaña, que habita los bosques andinos, sin embargo no necesita aguas bajo este aspecto. El animal amazónico mayor es el manatí que en muchas partes lamentablemente ya desapareció. Como vive en el agua no tiene problemas con la temperatura. Su alimento son las plantas acuáticas que abundan en el área de su distribución. Períodos de escasez son soportados fácilmente gracias a las reservas de grasa que estos animales tienen normalmente y que no afectan a la circulación porque los manatíes viven flotando y nadando en el agua.

Los bosques de lluvia paleotropicales cubren paisajes de montañas jóvenes y volcánicas. Mayormente son ricos o muy ricos en sentido geoquímico. Esto es más pronunciado en el sudeste asiático que en el continente africano. La diferencia es evidente en comparación con la selva amazónica. Los bosques paleotropicales abarcan más aves y mamíferos forestales que los neotropicales. Alrededor de la mitad de las 1500 especies africanas de pájaros viven en los bosques. Dos tercios de las 430 especies de aves malayas habitan las llanuras selváticas. Diversos mamíferos grandes forman parte de la fauna en la pluviselva paleotrópica, aunque algunos de ellos prefieren pantanos o bosques montañeses, como los elefantes, rinocerontes o bóvidos. En Africa hay unas 280 especies de mamíferos limitados al bosque. 110 de ellas son murciélagos. Hago recordar que en la región neotrópica los quirópteros comprenden la mitad de la fauna de mamíferos. En los trópicos africanos hay además 90 especies de roedores, 27 de ungulados y 44 de primates. Eso son dos especies más de monos que en América del Sur que tiene un área de bosques tropicales tres veces más grande que Africa.

La región malaya presenta una diversidad particular de mamíferos. Esta zona es más o menos tres veces mayor que la Isla Marajó en la desembocadura del Amazonas y tiene 199 especies de mamíferos. 161 viven en el bosque tropical de la llanura. 72 de estas especies son murciélagos. El sudeste de Asia es caracterizado por una variedad de herbívoros grandes de vida arbórea: dermópteros, ardillas del grupo Sciurinae, tupaias, megaquirópteros y primates. También la porción africana de herbívoros es mayor a la sudamericana. Estas proporciones son válidas asimismo para las aves. En fin se puede generalizar que la densidad animal y la biomasa faunal son mucho mayores en el sudeste asiático y en Africa que en América del Sur. Y son absolutamente incomparables con la biomasa animal central-amazónica que es extremadamente pequeña. Pero se tiene que destacar que la diversidad específica faunal es más alta en la región neotropical.

Daré un resumen breve de lo relatado. Los bosques de lluvia tropicales presentan el desarrollo más grandioso de vida vegetal, mientras que la biomasa animal queda extraordinariamente reducida. La mayor diversidad de plantas arboriformes se produce en las zonas con condiciones ambientales constantes y con paisajes viejos que demuestran extensa pobreza nutritiva.

En un paisaje joven, rico en sustancias geoquímicas, con erosión superficial fuerte y con diversidad de árboles reducida, la oferta alimenticia vegetal es grande para animales. Allí se encuentran suficientes hojas, semillas y frutos, pero en paisajes envejecidos, empobrecidos en sentido geoquímico por causa de erosión superficial bien reducida, se disminuye esta oferta de alimentos y junto con ella el elemento faunal vegetariano. La biomasa animal se reduce y la composición faunal se hace más parcial, pero esto no significa que automáticamente también se tiene que disminuir su diversidad. Para la región neotrópica esto significa lo siguiente: en la cuenca fluvial del Amazonas encontramos, en la periferia, sobre todo en su parte occidental, a los suelos más ricos en sustancias nutritivas y una densidad de especies y de individuos relativamente alta, también en el caso de los vertebrados. Un

munólogos. A colonizaçao, de um hospedeiro envolve a seleçao de microhabitates, a evasao às defesas orgânicas, a evoluçao de mecanismos de disseminaçao e exploraçao de novos ambientes e de dispersao no meio exterior. Cada vez mais, torna-se evidente que o fator principal da especificidade é de natureza imunológica, resultante de um longo processo de adaptaçao mútua. O que nao significa que se possa admitir uma sequência evolutiva progressiva da intimidade ou antagonismo entre organismos, partindo da condiçao de comensais e passando pelas "etapas" da forésia, inqulinismo e simbiose, como adverte Jean Baer.

A exploraçao do meio endógeno impoe certas exigências de caráter geral e outras, especiais: adaptaçao à anaerobiose, desenvolvimento de mecanismos de penetraçao nos hospedeiros, reproduçao de molde a facilitar a sobrevivência da prole, mecanismos de fixaçao e de defesa contra os sistemas de proteçao do hospedeiro, que variam de espécie para espécie. As duas grandes opçoes evolutivas sao a manutençao de características generalizadas permitindo a exploraçao de vários nichos e ocupaçao de diferentes habitates; ou a especializaçao, que permite o melhor aproveitamento de uma situaçao e vantagem na competiçao.

A definiçao corrente de *reservatório* abrange *"qualquer ser humano, animal, artrópode, planta ou matéria inanimada onde vive e se multiplica um agente infeccioso, do qual depende para sua sobrevivência, reproduzindo-se de maneira a que possa ser transmitido a um hospedeiro suscetível."* (Amer. Assoc. Publ. Health).

Hospedeiro, segundo a mesma fonte, é *"a pessoa ou animal vivo, inclusive aves e artrópodes, que, em circunstâncias naturais permitem a subsistência ou o alojamneto de um agente infeccioso. O hospedeiro primário ou definitivo é aquele em que o agente chega à maturidade ou passaa por sua fase sexuada. O secundário ou intermediário é aquele em que se encontra em fase larvária ou assexuada.*

Ambas definiçoes refletem algo do conceito ecológico dos "centros de dispersao" de Alexander e o de "focos naturais" de Pavloski. Como ressalta Lesser (1985), a maioria dos autores modernos as criticam, com razao - quando mais nao seja, por sua má redaçao, do ponto de vista zoológico.

Estes conceitos, bem como o de zoonose sao úteis sob certas circunstâncias, mas nao definem entidades biológicas, e sao mantidos por conveniência prática, em saúde píblica. A história e a definiçao do termo *zoonose* foram discutidos por Fiennes (1978 e 1979) e os aspectos fundamentais de sua natureza ecológica, por Audy (1958). Schwabe qualifica-o de "précopernicano" e ressalta que *"se nao fora por sua reconhecida utilidade prática, o termo zoonose careceria de qualquer significado real para o pesquisador da evoluçao da históríanatural das infecçoes".* Para ele, asa zoonoses constituem um grupo biologicamente heterogêneo de infecçoes e infestaçoes e que *"na realidade, existe pouco mais de comum entre as distintas zoonoses que sua definiçao."*

As tentativas de classificaçao das zoonoses, pelas mesmas razoes, deixam muito a desejar e, exceto quando se tem em vista um objetivo aplicado, é impossível estabelecer-se um sistema natural ou coerente.

CONCEITOS BASICOS

O conceito de reservatório-animal ou hospedeiro reservatório deve ser examinado sob distintos pontos de vista. As relaçoes parasita-hospedeiro constituem um caso particular das relaçoes alelobióticas, isto é, entre organismos (em oposiçao àquelas dos organismos com o meio abiótico). Implicam na adaptaçao mútua e convivência duradoura de hospedeiros com sua microbiota individual. Tais relaçoes que, além do parasitismo incluem o comensalismo, o inquilinismo, a forésia, a simbiose estrita e outras, sao difíceis de serem definidas e delimitadas. Segundo Whitfield, as tentativas de se caracterizarem associaçoes entre organismos nunca resultarao em um sistema de categorias mutuamente exclusivas. Elas nao sao, sequer, estáticas ou estáveis, podendo alterar-se e mudar de condiçao por influência de mudanças ocorridas no meio ambiente exterior ou com as fases de desenvolvimento ontogenético dos organismos envolvidos. Existem, contudo, evidências de que certos casos de parasitismo evoluiram a partir de uma associaçao comensal ou mutualística. Segundo Jean Baer, *Admite-se, em geral, que o parasitismo pode aparecer de forma gradual em certos grupos, mas em outros, ao contrário, estabelece-se de imediato.* Neste caso, atuam os mecanismos clássicos de pré adaptaçao. Espécies anaeróbias e saprófitas colonizam ambien-

Hospedeiros nao podem ser tratados como substratos inertes, intercambiáveis (Avila-Pires 1985). Na verdade, sao micro-sistemas ecológicos complexos, povoados por microorganismos que competem e cooperam entre si e com os quais mantém uma relaçao dinâmica. A especificidade parasitária indica a existência de mecanismos de seleçao e adaptaçoes mútuas, ainda mais complexos dos que os que atuam nos ecossistemas exógenos. Hospedeiros diferentes podem "filtrar" linhagens próprias, dentro de uma gama de variantes individuais, as quais representam o polimorfismo adaptativo -ou pré-adaptativo- de cada sub populaçao de parasitas. Na verdade constituem um caso particular do polimorfismo balanceado de Dobzhansky. Até que ponto tais linhagens podem variar sem que sejam reconhecidas como taxonômicamente distintas, ou provocarem sintomas clínicos particulares, é difícil de se saber.

Cada ambiente ecológico é caracterizado por um conjunto de fatores de natureza física, química e biológica, em geral grupados como fatores abióticos e bióticos, que condicionam a composicao e a dinâmica das comunidades. Tanto nos ecossistemas endógenos como exógenos, eles sao decisivos para a seleçao e o sucesso da colonizaçao.

As relaçoes dos microorganismos e seus habitates sao recíprocas no sentido em que o corpo do hospedeiro reage a sua presença e atividade. A distribuiçao nos micro-habitates do organismo que abriga as microbiotas depende das reaçoes em cada local e, dentre os colonizadores ou invasores serao selecionados os que melhor se adaptarem às condiçoes prevalentes e aos competidores já estabelecidos. Deverao utilizar nutrientes já existentes ou aqueles que forem introduzidos no sistema, tolerando as variaçoes circadianas de temperatura, pressao, pH, concentraçao de O_2, tensao osmótica, umidade, gases dissolvidos, toxinas e anticorpos que se constituem nos fatores ecológicos importantes no meio interior.

As comunidades endógenas sao constituidas, principalmente, por populaçoes:

1. Indígenas, autóctones ou nativas, integradas por espécies encontradas normalmente nos hospedeiros, variando com o estádio de desenvolvimento ontogenético, o sexo e a área geográfica em que vive o hospedeiro. Um exemplo é a flora intestinal.

2. Invasoras ou alóctones, de caráter transiente, provenientes do meio exterior e que penetram no corpo do hospedeiro com o alimento, a ar respirado, por via venérea, através das mucosas, de ferimentos ou da própria epiderme. No meio endógeno, podem provir de tecidos adjacentes e, neste caso, podem comportar-se como comensais em um tecido e patogênicos em outro.

Os hospedeiros vertebrados apresentam características distintas dos invertebrados e das plantas, especialmente no que diz respeito às respostas do meio interior. Cada espécie oferece características próprias e, dentro delas, cada indivíduo constitui uma variante, de acordo com sua história imunitária.

O trânsito de um hospedeiro para outro envolve mecanismos variados e adaptaçoes extremadamente complexas, que dependem de padroes de comportamento, sincronizaçao de atividades e relaçoes interespecíficas desenvolvidas no curso de um longo processo de co-evoluçao. Podem depender da capacidade de localizaçao, atraçao, reconhecimento, coincidência de ritmos circadianos ou sazonais, e da presença de vetores.

Os hospedeiros funcionam, assim, como verdadeiros filtros biológicos que selecionam espécies e, dentro desssas, linhagens gênicas de parasitas. Esse processo seletivo leva à adoçao, por parte dos parasitas, de estratégias especiais que lhes permitem sobreviver às defesas orgânicas e integrarem-se às comunidades já estabelecidas. E possível, dessa forma, a coincidência de ciclos biológicos paralelos e simpátricos ou coincidentes no espaço geográfico, mas parcial ou totalmente independentes, ou seja, involvendo diferentes hospedeiros. Isso é possível graças ao fenômeno descrito por Dobzhanski sob o nome de polimorfismo equilibrado. Do mesmo modo que no meio exterior, a sobrevivência no meio endógeno depende da existência de genótipos adaptados ou pré-adaptados a cada local e situaçao.

Populaçoes mendelianas raramente sao uniformes. Os genótipos inviáveis em uma determinada condiçao sao viáveis em outra, o que se pode verificar analisando uma populaçao em diferentes épocas do ano. A medida que a temperatura se altera, as frequências gênicas tambén se modificam. O polimorfismo, ainda que dispendioso como método de sobrevivência, assegura a existência da espécie em meios distintos, ou quando variam as condiçoes ambientes. A este processo

Arca mas nao vazia: para que fossem curados deviam preparar *uma imitaçao de vossos tumores e de vossos ratos, que andam destruindo a terra...*, em ouro.

Alguns helmintos já eram conhecidos no antigo Egito, mas os ciclos complexos só foram estudados no século XIX. Leuckart, em 1867 descreveu o ciclo de um parasita de gorgulho de cereais do gênero *Tenebrio.* Dois anos depois, seu discípulo, Melkinov, demonstrou que *Diphylidium* desenvolvem-se em piolhos parasitas de caes. No mesmo ano, Fedschenko observara o desenvolvimento de *Dracunculus* em *Cyclops.*

Pouco depois de Pasteur estabelecer a teoria microbiana das infecçoes, Manson demonstrava o papel dos insetos hematófogos no ciclo da filariose.

O desconhecimento da biologia e taxonomia de vetores e reservatórios causou atrazos na soluçao de alguns problemas. Ronald Ross, por exemplo, somente em 1883 deu-se conta de que as larvas dos mosquitos criam-se na água e Simond, que demonstarra em 1898 a transmissao da peste através da picada de pulgas, teve dificuldade de comprovar suas idéias por nao saber, entao, distinguir entre as várias espécies comuns em ratos.

Certas observaçoes pioneiras sao dignas de nota. No Brasil, Piso, ao descrever, em 1658 os quirópteros hematófagos mencionou que *entre os venenos primários estao centados a língua e o coraçao dos morcegos; até agora ñao descobri se, comidos, sao da mesma natureza da peçonha do cao raivoso, que causa a hidrofobia, como o atestam gravíssimos autores.* Entre esses, contava-se Aristóteles, que relacionara à raiva aos caes. Quase um século antes, Gabriel Soares de Souza, escrevendo sobre a Bahia de 1587, ao tratar dos *mosquitos a que chamam nhitinga,* dizia que *estes sao amigos das chagas, e chupam-lhe a peçonha que tem; e se se vao por em qualquer cossadura de pessoa sa, deixam-lhe a peçonha n'ella, do que se vem muitas pessoas a encher de boubas.* A transmissao da leishmaniose cutânea por certos dípteros, por sua vez, jáa era suspeitada no Peru, desde 1764, como afirma Bueno.

Nem sempre é clara a idéia do autor ou cronista, como sucede com a poesia de Herbert Wallace, irmao do zoólogo e biogeógrafo Alfred Russel Wallace, que passou quatro anos na Amazônia. Herbert faleceu em Belém do Pará, vítima da epidemia de febre amarela que se abateu sobre a regiao em 1851:

"Mas oh! que noites desgastantes
Porque aqui, no Amazonas
As temidas picadas de mosquitos
Inflaman o sangue com a febre,
E matam o sono tranquilo,
Até que, cansados e abatidos
Ficamos a ponto de chorar!
Entretanto, ainda que torturem,
Sabemos que nao podem matar".

No século XVIII, Jenner popularizou o processo de vacinaçao, na Europa, reconhecendo, em 1768, as relaçoes íntimas existentes entre uma enfermidade animal e uma doença humana. A "variolizaçao", como ficou sendo conhecido o processo de que era feito de braço a braço, foi questionada por mais de um século. No Brasil causou uma revoluçao, ao tornar se obrigatória. Ainda hoje existem trabalhos curiosos que questionam sua validade (Delarue 1977) e que reeditam a polêmica registrada nas páginas de Gazeta Médica do Rio de Janeiro, na década de 1860.

Alfred Russel Wallace descreveu sua mudança de atitude quanto à validade da vacinaçao, em sua autobiografia publicada em 1905. De início favorável, revela ter sido *criado na crença de que a vacinaçao era um procedimento científico e que Jenner era um dos grandes benfeitores da humanidade.* Wallace fôra vacinado na infância e revacinado antes de viajar para o Brasil, em 1848. Por influência dos escritos de Farr e de Creighton, os grandes epidemiólogos de sua época; e pela análise das estatísticas disponíveis entao, passou a questionar a validade do processo: *Inocular uma criança (ou adulto) sadia com uma doença animal seria, se fosse proposta agora pela primeira vez, tao repugnante frente a todos os princípios da medicina racional e do senso comum, que seu proponente seria considerado louco.*

Somente a aceitaçao generalizada da teoria microbiana ou biológica das infecçoes, que pôs fim à polêmica multisecular que dividia os adeptos do "contágio" e dos "miasmas" e esclareceu a natureza do "princípio viral" ou "viroso", abriu caminho à investigaçao epidemiológica e ecológica das zoonoses. Estas revelaram o papel dos vetores e hospedeiros alternativos e os ciclos biológicos complexos dos parasitas metaxênicos.

Surgiria, mais tarde, a questao da especificidade nas relaçoes parasita/hospedeiro e seu caso particular, as infecçoes. O primeiro problema foi explorado por parasitólogos e taxônomos, o segundo, por bioquímicos e in-

Hospedeiros nao podem ser tratados como substratos inertes, intercambiáveis (Avila-Pires 1985). Na verdade, sao microsistemas ecológicos complexos, povoados por microorganismos que competem e cooperam entre si e com os quais mantém uma relaçao dinâmica. A especificidade parasitária indica a existência de mecanismos de seleçao e adaptaçoes mútuas, ainda mais complexos dos que os que atuam nos ecossistemas exógenos. Hospedeiros diferentes podem "filtrar" linhagens próprias, dentro de uma gama de variantes individuais, as quais representam o polimorfismo adaptativo -ou pré-adaptativo- de cada sub populaçao de parasitas. Na verdade constituem um caso particular do polimorfismo balanceado de Dobzhansky. Até que ponto tais linhagens podem variar sem que sejam reconhecidas como taxonômicamente distintas, ou provocarem sintomas clínicos particulares, é difícil de se saber.

Cada ambiente ecológico é caracterizado por um conjunto de fatores de natureza física, química e biológica, em geral grupados como fatores abióticos e bióticos, que condicionam a composicao e a dinâmica das comunidades. Tanto nos ecossistemas endógenos como exógenos, eles sao decisivos para a seleçao e o sucesso da colonizaçao.

As relaçoes dos microorganismos e seus habitates sao recíprocas no sentido em que o corpo do hospedeiro reage a sua presença e atividade. A distribuiçao nos microhabitates do organismo que abriga as microbiotas depende das reaçoes em cada local e, dentre os colonizadores ou invasores serao selecionados os que melhor se adaptarem às condiçoes prevalentes e aos competidores já estabelecidos. Deverao utilizar nutrientes já existentes ou aqueles que forem introduzidos no sistema, tolerando as variaçoes circadianas de temperatura, pressao, pH, concentraçao de O_2, tensao osmótica, umidade, gases dissolvidos, toxinas e anticorpos que se constituem nos fatores ecológicos importantes no meio interior.

As comunidades endógenas sao constituidas, principalmente, por populaçoes:

1. Indígenas, autóctones ou nativas, integradas por espécies encontradas normalmente nos hospedeiros, variando com o estádio de desenvolvimento ontogenético, o sexo e a área geográfica em que vive o hospedeiro. Um exemplo é a flora intestinal.

2. Invasoras ou alóctones, de caráter transiente, provenientes do meio exterior e que penetram no corpo do hospedeiro com o alimento, a ar respirado, por via venérea, através das mucosas, de ferimentos ou da própria epiderme. No meio endógeno, podem provir de tecidos adjacentes e, neste caso, podem comportar-se como comensais em um tecido e patogênicos em outro.

Os hospedeiros vertebrados apresentam características distintas dos invertebrados e das plantas, especialmente no que diz respeito às respostas do meio interior. Cada espécie oferece características próprias e, dentro delas, cada indivíduo constitui uma variante, de acordo com sua história imunitária.

O trânsito de um hospedeiro para outro envolve mecanismos variados e adaptaçoes extremadamente complexas, que dependem de padroes de comportamento, sincronizaçao de atividades e relaçoes interespecíficas desenvolvidas no curso de um longo processo de co-evoluçao. Podem depender da capacidade de localizaçao, atraçao, reconhecimento, coincidência de ritmos circadianos ou sazonais, e da presença de vetores.

Os hospedeiros funcionam, assim, como verdadeiros filtros biológicos que selecionam espécies e, dentro desssas, linhagens gênicas de parasitas. Esse processo seletivo leva à adoçao, por parte dos parasitas, de estratégias especiais que lhes permitem sobreviver às defesas orgânicas e integrarem-se às comunidades já estabelecidas. E possível, dessa forma, a coincidência de ciclos biológicos paralelos e simpátricos ou coincidentes no espaço geográfico, mas parcial ou totalmente independentes, ou seja, involvendo diferentes hospedeiros. Isso é possível graças ao fenômeno descrito por Dobzhanski sob o nome de polimorfismo equilibrado. Do mesmo modo que no meio exterior, a sobrevivência no meio endógeno depende da existência de genótipos adaptados ou pré-adaptados a cada local e situaçao.

Populaçoes mendelianas raramente sao uniformes. Os genótipos inviáveis em uma determinada condiçao sao viáveis em outra, o que se pode verificar analisando uma populaçao em diferentes épocas do ano. A medida que a temperatura se altera, as frequências gênicas tambén se modificam. O polimorfismo, ainda que dispendioso como método de sobrevivência, assegura a existência da espécie em meios distintos, ou quando variam as condiçoes ambientes. A este processo

tes endógenos e, posteriormente, passam a alimentar-se de células epiteliais, como descreve Cheng.

Boa parte da confusao sobre a questao da definiçao do parasitismo deve-se ao seu conceito primitivo que invocava o dano causado ao hospedeiro como característica da associaçao. Na realidade, um reduzido grau de patogenicidade nao constitui evidência de que a associaçao seja recente.

Dessa forma, tanto o comensalismo como o parasitismo podem originar-se de relaçoes casuais, como de um processo de evoluçao gradual a partir de uma dessas categorias.

Devido à precisao das co-adaptaçoes anvolvidas nos casos de mutualismo (ou simbiose no sentido restrito), admitese que este tipo de associaçao evoluiu a partir de uma condiçao prévia de parasitismo, quando o hospedeiro passa a utilizar algum sub-produto do parasita, o que se torna, mais tarde, obrigatório.

O que os parasitas apresentam em comum é a *funçao* dentro da comunidade biótica, em termos de atividade trófica, mas suas relaçoes com o hospedeiro variam, em cada caso e sob diferentes circunstâncias.

Os hospedeiros nao-humanos constituem fontes exógenas de infecçoes, capazes de alterarem os índices de morbidade e mortalidade da populaçao humana. Sua presenca influi, consideravelmente, nos padroes epidemiológicos das zoonoses. Seu controle exige a conjugaçao de esforços de equipes de profissionais de diferentes especialidades.

As relaçoes dos hospedeiros alternativos com o homem dependem de fatores de ordem social, econômica e ocupacional, responsáveis pela exposiçao ao risco. Esta exposiçao, por sua vez, depende de padroes culturais, de distribuiçao geográfica, de clima e outros.

Ao nível bioquímico, as relaçoes da microbiota com o hospedeiro envolvem a sucetibilidade e a resposta imune. A localizaçao em distintos micro-habitates do seu corpo e as diferentes estratágias destinadas a evitar ou iludir as defesas orgânicas constituem o tema de um capítulo especial da ecologia microbiana. Protozoários, por exemplo, estimulam grande número de reaçoes imunogênicas nao relacionadas diretamente com a proteçao do hospedeiro. Além disso, distintos hospedeiros - espécies e indivíduos- reagem de maneira diferente, o que trona difícil a identificaçao do mecanismo imunológico especial em cada infecçao (Cox, 1982). Enquanto certos microorganismos produzem grande número de variantes antigênicos em cada geraçao, outros parasitas disfarçam-se incorporando glicoproteínas ou glicolipídeos do hospedeiro na sua propria superfície. Os anticorpos dirigem-se contra novos invasores, protejendo o hospedeiro e reduzindo a competiçao entre os parasitas.

Quanto aos vetores, Barraco e Menezes concluem que *até o momento, os estudos indicam que contrariamente aos vertebrados, as respostas celulares de defesa dos insetos sao específicas e nao existe uma memória imunológica, embora o grande sucesso do grupo dos insetos na natureza demonstra uma grande eficiência de seus mecanismos de defesa.*

Certos microhabitates oferecem condiçoes de sobrevivência fácil aos invasores: o cérebro, olhos, glândulas, fagócitos, luz do aparelho digestivo entre outros. Mas os parasitas devem multiplicar-se, crescer, disseminar-se e dispersar-se. Em fases críticas de sua existência expoem-se aos riscos de destruiçao ou incapacitaçao.

Ao nível do ecossistema, onde se estuda a ecologia de transmissao, a análise das relaçoes dos hospedeiros com o homem desafia as classificaçoes. Entre os reservatórios-animais encontramos:

1. Animais domésticos, que sao aqueles que passaram por un processo longo de ecogenizaçao (no sentido de Moojen), que envolveu a seleçao de características privilegiadas pelo homem.

2. Ruderais, que sao espécies silvestres que preferem as áreas alteradas pelo homem, como terrenos baldios, margens de estradas, roças e quintais, beneficiando-se da reduçao do número de predadores de grande porte e de competidores, da abundância de alimento e das edificaçoes. Em geral, participam das comunidades pioneiras nas primeiras etapas ou *seres* de uma sucessao ecológica e apresentam uma estratégia reprodutiva em *r*.

3. Comensais e inquilinos, que utilizam a casa, ninho, toca ou abrigo de outras espécies, como sejam formigueiros, termiteiros, ninhos de aves e moradias humanas.

4. Silvestres, que vivem e se reproduzem naturalmente fora do cativeiro, em biótopos naturais.

Hospedeiros nao podem ser tratados como substratos inertes, intercambiáveis (Avila-Pires 1985). Na verdade, sao microsistemas ecológicos complexos, povoados por microorganismos que competem e cooperam entre si e com os quais mantém uma relaçao dinâmica. A especificidade parasitária indica a existência de mecanismos de seleçao e adaptaçoes mútuas, ainda mais complexos dos que os que atuam nos ecossistemas exógenos. Hospedeiros diferentes podem "filtrar" linhagens próprias, dentro de uma gama de variantes individuais, as quais representam o polimorfismo adaptativo -ou pré-adaptativo- de cada sub populaçao de parasitas. Na verdade constituem um caso particular do polimorfismo balanceado de Dobzhansky. Até que ponto tais linhagens podem variar sem que sejam reconhecidas como taxonômicamente distintas, ou provocarem sintomas clínicos particulares, é difícil de se saber.

Cada ambiente ecológico é caracterizado por um conjunto de fatores de natureza física, química e biológica, em geral grupados como fatores abióticos e bióticos, que condicionam a composicao e a dinâmica das comunidades. Tanto nos ecossistemas endógenos como exógenos, eles sao decisivos para a seleçao e o sucesso da colonizaçao.

As relaçoes dos microorganismos e seus habitates sao recíprocas no sentido em que o corpo do hospedeiro reage a sua presença e atividade. A distribuiçao nos microhabitates do organismo que abriga as microbiotas depende das reaçoes em cada local e, dentre os colonizadores ou invasores serao selecionados os que melhor se adaptarem às condiçoes prevalentes e aos competidores já estabelecidos. Deverao utilizar nutrientes já existentes ou aqueles que forem introduzidos no sistema, tolerando as variaçoes circadianas de temperatura, pressao, pH, concentraçao de O_2, tensao osmótica, umidade, gases dissolvidos, toxinas e anticorpos que se constituem nos fatores ecológicos importantes no meio interior.

As comunidades endógenas sao constituidas, principalmente, por populaçoes:

1. Indígenas, autóctones ou nativas, integradas por espécies encontradas normalmente nos hospedeiros, variando com o estádio de desenvolvimento ontogenético, o sexo e a área geográfica em que vive o hospedeiro. Um exemplo é a flora intestinal.

2. Invasoras ou alóctones, de caráter transiente, provenientes do meio exterior e que penetram no corpo do hospedeiro com o alimento, a ar respirado, por via venérea, através das mucosas, de ferimentos ou da própria epiderme. No meio endógeno, podem provir de tecidos adjacentes e, neste caso, podem comportar-se como comensais em um tecido e patogênicos em outro.

Os hospedeiros vertebrados apresentam características distintas dos invertebrados e das plantas, especialmente no que diz respeito às respostas do meio interior. Cada espécie oferece características próprias e, dentro delas, cada indivíduo constitui uma variante, de acordo com sua história imunitária.

O trânsito de um hospedeiro para outro envolve mecanismos variados e adaptaçoes extremadamente complexas, que dependem de padroes de comportamento, sincronizaçao de atividades e relaçoes interespecíficas desenvolvidas no curso de um longo processo de co-evoluçao. Podem depender da capacidade de localizaçao, atraçao, reconhecimento, coincidência de ritmos circadianos ou sazonais, e da presença de vetores.

Os hospedeiros funcionam, assim, como verdadeiros filtros biológicos que selecionam espécies e, dentro desssas, linhagens gênicas de parasitas. Esse processo seletivo leva à adoçao, por parte dos parasitas, de estratégias especiais que lhes permitem sobreviver às defesas orgânicas e integrarem-se às comunidades já estabelecidas. E possível, dessa forma, a coincidência de ciclos biológicos paralelos e simpátricos ou coincidentes no espaço geográfico, mas parcial ou totalmente independentes, ou seja, involvendo diferentes hospedeiros. Isso é possível graças ao fenômeno descrito por Dobzhanski sob o nome de polimorfismo equilibrado. Do mesmo modo que no meio exterior, a sobrevivência no meio endógeno depende da existência de genótipos adaptados ou pré-adaptados a cada local e situaçao.

Populaçoes mendelianas raramente sao uniformes. Os genótipos inviáveis em uma determinada condiçao sao viáveis em outra, o que se pode verificar analisando uma populaçao em diferentes épocas do ano. A medida que a temperatura se altera, as frequências gênicas tambén se modificam. O polimorfismo, ainda que dispendioso como método de sobrevivência, assegura a existência da espécie em meios distintos, ou quando variam as condiçoes ambientes. A este processo

chamamos estratégia da diversidade. A ele devemos, igualmente, o processo evolutivo da subespeciaçao, quando uma populaçao dá origem a duas subpopulaçoes alopátricas, pelo aparicimento de uma barreira.

Segundo Koning & Veldkamp, *de fato, a maioria das "culturas puras"* /de microorganismos/ *nao sao geneticamente homogêneas. Modificaçoes nas condiçoes ambientes, portanto, podem promover a seleçao de mutantes.*

O HOMEN E OS HOSPEDEIROS NAO-HUMANOS

As relaçoes do homen com outros hospedeiros precisam ser examinadas em diferentes níveis de integraçao.

A exposiçao ao risco, por exemplo, está na dependência do comportamento social, de crenças e crendices, de hábitos nacionais e regionais, de tradiçoes familiares, de atividades profissionais, ocupacionais ou lúdicas, de fatores ecológicos e de toda a gama de elementos culturais.

Ao nível individual devemos levar em consideraçao as relaçoes do homem com sua microbiota endógena. Fatores somáticos e psicológicos, "stress", viagens, história imunológica, idade, sexo condicionam essas relaçoes. Idiosincrasias individuais desorientam, com frequência, o investigador.

Ao nível celular e molecular, a sucetibilidade, a sensibilidade e a resistência constituem os principais fatores.

As açoes de controle desenvolvem-se em todos os níveis e sao influenciadas por peculiaridades de cada um deles. Um programa preventivo de vacinaçao, por exemplo, envolve desde aspectos bioquímicos e imunológicos até aspectos individuais, como a educaçao, legais e sociais.

O controle efetivo depende, ainda, do conhecimento seguro da autoecologia dos elementos das cadeias epidemiológicas e da sinecologia da transmissao. Como, em geral, alguns hospedeiros dentro da populaçao abrigam a maior parte dos parasitas, os programas de controle indiscriminado de massa nem sempre sao aconselháveis. E os métodos de prevençao devem ser social, cultural, economica e ecologicamente aceitáveis.

As relaçoes do homen com os elementos da fauna foram analisadas, em detalhe, por Avila-Pires (1983), e vao aqui resumidas.

Em condiçoes primitivas, o homem mantém contatos mais íntimos com elementos da fauna silvestre. Indígenas em vida tribal, núcleos isolados de povoamento, postos de colonizaçao avançada, populaçoes carentes que vivem em regime de economia extrativa constituem um elo a mais nas cadeias ecológicas naturais. A caça, o preparo da carne e do couro, a criaçao de xerimbabos em casa sao elementos de contaminaçao frequente.

O homem rural, que habita roças, sítios, chácaras, fazendas e freguezias amazônicas está sujeito a contatos com a fauna ruderal e doméstica e, ao mesmo tempo, com elementos silvestres. E vítima dos ciclos sazonais de epidemias muitas vezes resultantes de surtos epizoóticos.

As populaçoes marginais ou periféricas, no sentido ecológico, incluem os moradores de favelas, malocas, mocambos, núcleos peri-urbanos, suburbanos e "invasoes", onde a contaminaçao do solo, ar e água sao frequentemente devido á aglomeraçao e à inexistência ou deficiência dos serviços de engenheria sanitária. Ciclos domiciliares e urbanos afligem essas populaçoes, que vivem em habitaçoes improvisadas, em núcleos e sociedades desorganizadas, deficientes em saneamento básico e onde o número de animais domésticos sem controle é grande.

As populaçoes tecnologicamente avançadas controlam os fatores do ambiente físico (luz, temperatura, umidade), estabelecendo rítmos de atividade circadiana e sazonal próprios. Controlam o meio biótico, eliminando o que consideram "pragas" e prevenindo infecçoes, pelo maior acesso à educaçao, maior preocupaçao com a higiene e melhor atendimento médico-sanitário. Seus contatos mais frequentes com elementos da fauna silvestre se dao em caçadas e acampamentos. Com aqueles pertencentes à fauna doméstica sao constantes e seletivos.

CONCLUSAO

Na natureza, nenhum ser vive isolado. Das suas interaçoes mútuas resultam a competiçao, cooperaçao ou co-existência. Essas interrelaçoes envolvem organismos de diferentes sexos (machos, fêmeas, •neutros, assexuados) e em distintas fases de desenvolvimento ontogenético. Assim, as interaçoes ecológicas devem ser analisadas em um contexto diferente dos das interrelaçoes taxonômicas, que têm base filogenética. Em sistemática, a espécie compreende toda a ontogenia, enquanto que uma entidade ecológica é um organismo de um determinado sexo, em uma certa fase, etapa ou estádio de desenvolvimento. Muitos organismos passam por fases assexuadas e sexuadas e, em diferentes idades ocupam nichos distintos, isto é, desempenham funçoes diferentes na comunidade. Os ancilostomídeos, por exemplo, vencem três etapas, onde L_1 e L_2 sao saprófitos e alimentam-se de bactérias do solo; L_3 nao se alimenta, e o adulto é um endoparasita. Entre os mosquitos, machos sao fitófagos, isto é, sao consumidores primários, enquanto que as fêmeas sao hematófagas e situam-se muito acima, na pirámide trófica. Em ecologia, portanto, o nicho é mais importante que o taxon.

As relaçoes entre organismos sofrem, como tudo mais, um processo de evoluçao. Esse processo depende dos rumos da seleçao natural, nao sendo determinístico ou finalista. Nao existe uma linha obrigatória que leve do mutualismo ao parasitismo, ou vice-versa. Essas relaçoes, por sua vez, constituem um dos mecanismos mais eficientes do chamado equilíbrio ecológico ou biológico, limitando as populaçoes de parasitas e hospedeiros.

Conforme o interesse do pesquisador, o enfoque pode ser na metodología ecológica, epidemiológica ou clínica e diagnóstica. Nao se deve levar tais classificaçoes muito a sério, porquanto nao se assenta em bases biológicas, sendo de interesse meramente utilitárias e convencionais. Assim, termos como *contaminaçao, infecçao, predaçao, parasitismo* e outros, assumen conotaçao particular conforme o enfoque do especialista, mas devem ser interpretados do ponto de vista biológico, dentro do contexto das relaçoes ecológicas que envolvem.

APENDICE

HOSPEDEIROS E DOENCAS

Em geral, as listas de zoonoses sao organizadas em funçao dos hospedeiros alternativos, dos parasitas que os vertebrados e invertebrados abrigam, ou das doenças e seus transmissores.

A classificaçao das doenças só começou a fazer sentido quando o referencial utilizado foi o agente patogênico. Em saúde pública, entretanto, o que importa é saber se uma enfermidade infecciosa é transmissível ou nao, e por que meios. Para o sanitarista, a peste bubônica e a peste pnêumônica constituem entidades distintas, apesar de serem ambas provocadas por um mesmo microorganismo: as medidas de prevençao e controle, em cada caso, sao totalmente distintas.

Quando isolamos um parasita em um hospedeiro e generalizamos o fato dizendo que tal espécie "ocorre em roedores", cometemos um erro, por passarmos de um referencial para outro. Na verdade, verificamos que, em certa fase de seu desenvolvimento ontogenético, passada em um determinado ambiente, um oganismo comporta-se como parasita de um outro, jovem ou adulto, macho ou fêmea. As generalizaçoes levam a erros de interpretaçao e a falsas analogias.

Schwabe adverte que *Con demasiada frecuencia tropezamos con personas descuidadas en el empleo de la terminología, que nos hablan, pongamos por caso, la brucelosis en "animales" cuando en realidad tienen en mente, quiźa, la brucelosis en el "conejito de Indias".*

A relaçao que se segue enfeixa algumas doenças mais importantes que afetam o homen e outros vertebrados - e que hoje soman mais de 150. Certos virus, fungos e bactérias sao pouco específicos, isto é, menos exigentes quanto à escolha de hospedeiros, podendo infectar espècies de distintas classes zoológicas. A referência feita a classes e ordens nao implica que todas as espécies de cada uma delas sejam hospedeiras suscetíveis e serve, apenas, de referência geral.

PEIXES

Vibriose, heterofíase, metegonimíase, opistoquíase, difilobotriose, capilaríase. Cercárias de espécies que nao parasitam o homen podem penetrar em sua pele, resultando em testes de sensibilidade positivos, ou seja, falso-positivo, para *Schistosoma mansoni.*

REPTEIS

Encefalite equina venezuelana e diversas protozoonoses.

AVES

Newcastle, febre Q, psitacose, colibacilose, pausteurelose, pseudotuberculose, toxoplasmose, dermatite cercária.

MAMIFEROS

Arboviroses, pausteurelose *(P.multocida)*, pseudotuberculose, estreptococoses, tinhas, toxoplasmose, dermatite cercárias, clonorquíase, opistorquíase, esperganose, larva migrans, tungíase, miíase, pentastomíase.

Primatas: arboviroses diversas, como a febre amarela silvestre, doença por vírus Herpes B, hepatite, doença de Yaba, doença de Chagas, dengue, coriomeningite linfocitária, tuberculose, amebíases, esquistossomose mansônica, barticlose, filariose, bouba, oesofagostomíase, estrongiloidíase, ternidíase.

Roedores: arbobiroses, como as febre hemorrágicas de Junin e de Sao Joaquim, encefalomiocardite, doença por vírus Sendai, tifo murino endêmico, riquetsiose vesicular, tsutsugamuchi, febre maculosa, febre botonosa, sodoku, salmoneloses, estreptococoses, estafilococoses, leptospiroses, listeriose, melioidose, peste, pseudotuberculose, febre recurrente ou borreliose, tularemia, leishmaniose tegumentar, esquistossomose mansônica, equinostomatose, himenolepíase, esparganose, capilaríase, triquinose.

Desdentados: lepra, doença de Chagas.

Marsupiais: arboviroses como a febre amarela, bacterioses, e protozoonoses diversas, doença de Chagas, toxoplasmose, leishmaniose, tinhas.

Artiodáctilos: arbobiroses, varíola do camelo, varíola bovina ("cow-pox"), ectima contagioso, paravacínia, raiva, febre Q, carbúnculo ou antrax, brucelose, listeriose, melioidose, tuberculose, tularemia, vibriose, tinhas, tripanosomíase africana (nagana), dicrocelíase, fasciolase, hidatidose, teníase, cisticercose, tricostrogilose, esquistossomose bovina, febre aftosa. Suídeos: influenza por vírus tipo A, Sendai, colibacilose, erisipeoide, leptospiroses, litriose, melioidose, tuberculose, ablantidiose, ascaríase, anfistomíase, clonorquíase, fasciolopsíase, cisticercose, tirquinose.

Perissodáctilos: tétano, brucelose, mormo, tinhas, encefalite equina venezuelana.

Quirópteros: raiva, histoplasmose, doença de Chagas (?).

Carnívoros: coriomeningite linfocitária, raiva, febre maculosa, tifo, amebíase, coliobacilose, leptospirose, pseudotuberculose, coccidiose, toxoplasmose, linforreticulose benigna, leishmaniose tegumentar, calazer, doença de Chagas, peste, clonorquíase, metagonimíase, opistorquíase, paragonimíase, difilobotriose, dipilidiose, hidatidose, himenolepíase, esparganose, ancilostomíase, dracunculose, larva migrans, estrongilíase, escabiose, pentastomíase, dilofilariose, esquistossomose japônica.

REFERENCIAS

ALEXANDER, M. 1971. Microbial Ecology. New York, John Wiley & Sons.

ASSOCIACION AMERICANA DE SALUD PUBLICA. 1970. El control de las Enfermedades transmissibles en el hombre. Washington, D.C., OPS/OMS.

AUDY, J.R. 1958. The localization of diseases with special reference to the zoonoses. R. Soc. Trop. Med. Hyq., 52(4):308-328.

AVILA PIRES, F.D. 1983. Princípios de Ecologia Humana. Porto Alegre, UFRGS.

AVILA-PIRES, F.D. 1985. Apresentaçao In Barbosa, M.D. Roedores da Regiao Neotrópica e Patógenos de Importância para o Homen. Sao Carlos, DCS/UFSCAR.

BAER, J.G. 1946. Le Parasitisme. Lausanne, Libr. de l'Université, F. Rouge & Cie. S.A.

BARRACO, M.A. y H. MENEZES. 1985. Mecanismos celulares de defesa em insetos. Ci. Cult., 37(2):237-250.

BUENO, C. 1975. El conocimiento de los tiempos. Imprenta Oficina de La Calle de Coca, Lima. In Herrer, A. & Christensen, H.A. Implication of *Phlebotomus* sand flies as vector of bartonellosis and leshmaniasis as early as 1764. Science, 190(4210):154-155.

CHENG, T.C. 1970. Symbiosis. Organisms living together. New York, Pegasus.

COX, F.E.G. 1982. Modern Parasitology. A textbook of Parasitology. Oxford, Blackwell Scientific Publications.

DELARUE, F. 1980. Salud e Infección. Mexico, Editorial Nueva Imagen (L' Intoxication Vaccinale. Paris, Editions du Seuil, 1977).

FAUST, E.C., P.C. BEAVER y R.C. JUNG. 1968. Animal Agents and Vectors of Human Diseases. Philadelphia, Lea & Febinger, 3rd ed.

FIENNES, R. 1967. Zoonoses of Primates. The Epidemiology and Ecology of Simian Diseases in Relation to Man. London, Weidenfeld * Nicolson.

FIENNES, R. 1978. Zoonoses and the Origins and Ecology of Human Diseases. London, New York, San Francisco. Academic Press.

HOOTON, E.A. 1946. Up from the Ape. New York, Macmillan Co.

HUXLEY, T.H. 1896. Man's Place in Nature. New York, D. Appleton & Co.

KONINGS, W.N. y H. VELDKAMP. 1980. Phenotipic responses to environmental changes: 161-191. In Ellwood, D.C.; Hedger, J.N.; Latham, M.J.; Lynch; J.M. & Slater, J.H. (eds.). Contemporary Microbial Ecology. London, Academic Press.

LESER, W., B. BARBOSA, R.G. BARUZZI, M.B.D. RIBEIRO y L.J. FRANCO. 1985. Elementos de Epidemiologia Geral. Rio de Janeiro, Livraria Atheneu.

MICHENER, J.A. y A.C. DAY, 1974. Rascals in Paradise. Randon House, Fawcet Crest.

MOOJEN, J. 1942. Ecogenizaçao e domesticidade. Bol. Mus. Nac., Rio de Janeiro, 14-17, 1938-1941.

PAVLOVSKI, I. 1965. Natural Nidality of Transmissible Diseases in Relation to Landscape Epidemiology of Zooanthroponoses. Moscow, Peace Publishers.

PISO, G. 1658. De Indiae Utriusque Re Naturali et Medica. XIV. Amstelaed, Lugd. et Om., Elzevirii.
QUATREFAGES, A. 1877. L'Especе Humaine. Paris, Librairie Germer Bailière et Cie.
REIS, A.C.F. 1976. Prefácio. In Batista, D. O Complexo da Amazônia. Rio de Janeiro, Col. Temas Brasileiros Nº 20. 1971.
SCHWABE, C.W. 1968. Medicina Veterinaria y Salud Pública. Mexico, Organización Editorial Novaro S.A.
SOUZA, G.S. Tratado Descritivo do Brasil em 1587. Sao Paulo, Companhia Editora Nacional, Brasiliana, 3 ed.
WALLACE, A.R. 1905. My Life. London, Chapman & Hall. 2 vols.
WHITFIELD, P.J. 1979. The Biology of Parasitism: an Introduction to the Study of Associating Organisms. London, Edwards Arnold.

BIBLIOGRAFIA RECOMENDADA

Além das referências bibliográficas, os seguintes trabalhos deven ser consultados:

1. Para discussao de certos conceitos fundamentais:

BRADLEX, D.J., 1972. Regulation of parasite population. A general theory of the epidemiology and control of parasitic infections. Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg., 66(5):697-708.
BROOKS, D.R. 1979. Testing the context and extent of host-parasite coevolution. Syst. Zool., 28:299-307.
PRICE, P.W., 1977. General Concepts on the evolutionary biology of parasites. Evolution, 31:405-420.

2. Para maiores informaçoes sobre hospedeiros nao-humanos e as doenças que transmitem:

BARBOSA, M.D.M.S., 1985. Roedores da Regiao Neotrópica e Patôgenos de Importância para o Homen. Sao Carlos, DCS/UFSCAR.
DAVIS, J.W.; L.H. KARSTAD & D.O. TRAINER. 1972. Infectious Diseases of Wild Animals. Ames, Iowa University Press, Trad. Zaragoza.
DAVIS, J.W. & R.C. ANDERSON, eds., 1971. Parasitic Diseasesof Wild Animals. Ames. Iowa State University Press.
FAO, ed. 1962. Enfermedades de los Animales Sálvàjes en Libertad. Roma.
MCDIARMID, A., ed., 1969. Diseases in Free-Living Animals. Symp. Zool. Soc. London, 24, Academic Press.

An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso, 17: 53 - 62, 1986

BIOLOGIA DE LA REPRODUCCION DEL GENERO RHINODERMA

BORIS JORQUERA

"Creo que los hechos, deduciones y conjeturas expuestos, aunque de mala manera y como a mí se me alcanza, responden a la importancia que atribuyo a la singular reproducción de la R. darwinii, pero aquellos, ni a mí me satisfacen, ni satisfarán a nadie que vislumbre el interés que ha de tener al lado de éste, un estudio vivo, en que el animal por sí mismo evidencie lo supuesto, desmienta lo asegurado y descubra lo imprevisto".

Jiménez de la Espada (1872).

Durante la recalada del Beagle en las costas de Valdivia, Charles Darwin interceptó la milenaria evolución biológica de un pequeño sapito de nariz puntiaguda, vivos colores y piar de polluelo. Este ejemplar viajó a Francia, donde luego de ser brevemente descrito por Duméril y Bibron (1841), se le denominó *Rhinoderma darwinii* y fue depositado en el Museo de Historia Natural de París, quedando así incorporado al patrimonio científico del hombre.

En 1848, Guichenot lo describió para la fauna de la Historia Física y Política de Chile de Claudio Gay, y al observar que algunos especímenes portaban crías en su interior pensó que se trataba de hembras vivíparas. Algunos años más tarde Jiménez de la Espada (1872), en base a 10 ejemplares remitidos por Philippi, determina que es el macho quién porta las crías en un gran "saco bucal aéreo", el cual corresponde al saco vocal del canto. En una breve descripción de las larvas, indica que carecen de armadura córnea bucal y de branquias externas. Las observaciones sobre este material fijado le llevaron a plantear las siguientes preguntas: ¿En qué estado entran y cómo? ¿permanecen en la bolsa hasta el fin de la metamorfosis? ¿cómo y de qué se nutren?. A tales interrogantes intenta responder con una serie de conjeturas, correctas o equívocas, que atraen el interés de otros investigadores por el estudio de esta especie.

Otto Burger (1904) describe en *R. darwinii* una "bolsa gutural" (saco vocal) pre funcional, muy pequeña y revestida por un epitelio estratificado, el cual luego de la distensión mecánica provocada por la presencia de las crías se reduciría a un estrato de células planas, especialmente delgadas frente a los capilares sanguíneos. El contenido de vitelo de los voluminosos huevos aseguraría la nutrición durante la primera parte del desarrollo, pero en los últimos estados de la metamorfosis se verificaría un mecanismo trófico por osmósis, a través de la piel de las larvas, al cual no serían ajenos la disposición laminar del epitelio de la bolsa frente a los vasos sanguíneos, y el aspecto fino y vascular de la piel de las larvas. Burger supone además que el precoz desarrollo de las glándulas cutáneas podría favorecer la excreción. Las crías solo abandonarían la bolsa una vez completada la metamorfósis.

Dos decenios más tarde, Krieg (1924) describe la eliminación de juveniles en varios estados, previos al término de la metamorfosis y sugiere que estas diferencias de desarrollo podrían obedecer a diferentes posiciones en la bolsa, lo cual crearía distintas condiciones de nutrición y respiración. Adhiere por lo tanto a lo propuesto por Burger referente a un mecanismo trófico a través de la piel, pero agrega además la posibilidad de una relación respiratoria.

Ottmar Wilhelm (1927, 1932), observando material recolectado en las provincias de Valdivia y Concepción, indica un período reproductivo anual, aunque más intenso en primavera y verano. Describe además la ovipostura de *clusters* en terrarios y su ulterior fertilización y desarrollo sobre el musgo húme-

Instituto de Embriología. Universidad Austral de Chile. Casilla 567. Valdivia, Chile.
*En colaboración con: O. Garrido, O. Goicoechea y E. Pugin (+)

do. Una vez que los embriones realizan movimientos espontáneos, son repetidamente incorporados a la bolsa paterna por el mismo macho que los fertilizó. Referente a la estructura y función de la bolsa, Wilhelm insiste en que a través de ella se realizaría un proceso trófico por osmósis, y en el cual la principal superficie de absorción sería la lámina caudal de las larvas. Las crías serían expulsadas al exterior, una vez completado el desarrollo, o bien en estados más precoces para completar su desarrollo en el medio externo.

Cei, en su libro Batracios de Chile (1962) se refiere a algunos estados larvarios encontrados en Concepción. En ellos señala la presencia de armadura córnea bucal y espiráculo izquierdo. Además comunica el hallazgo de larvas precozmente expulsadas por el macho, con esbozo de extremidades posteriores.

De acuerdo a la revisión bibliográfica, la idea de una relación trófica y/o respiratoria paterno-embrionaria, es sugerida en base a incompletas y contradictorias características del desarrollo e insuficientes observaciones histológicas de la bolsa vocal. Esta hipótesis requería por lo tanto ser considerada en base a un mejor conocimiento del desarrollo embrionario y larvario de *Rhinoderma* y un análisis más detallado de las estructuras epiteliales que interactuarían en el interior del saco vocal.

CARACTERISTICAS DEL DESARROLLO DE *Rhinoderma darwinii* Jorquera et al. 1972

Se utilizaron animales adultos recolectados en los alrededores de Valdivia y Mehuín, durante todo el año, pero de preferencia en primavera y verano. La descripción de los distintos estados del desarrollo se elaboró a partir de huevos fertilizados en terrarios y larvas obtenidas desde el interior del saco vocal del macho.

El desarrollo es directo sin existencia de vida larvaria libre. El período embrionario, durante el cual el embrión permanece encapsulado, consta de 11 estados comprendidos entre la fertilización y la presencia de circulación caudal. Dura 23 días, en los cuales los primeros 20 transcurren en el medio externo.

El macho, que ha permanecido próximo al *cluster*, coge los embriones uno tras otro con la boca y los incorpora al saco vocal. Esta conducta es estimulada por el inicio de la actividad muscular, que caracteriza al penúltimo estado de este período.

El período larvario consta de 15 estados, comprendidos entre la aparición del esbozo de los miembros posteriores y el término de la metamorfosis y dura 52 días. La eclosión de las larvas se produce durante los 2 primeros estados, en el interior del saco vocal, y aquí permanecen hasta el término de la metamorfosis, momento en el cual las crías son expulsadas al exterior en condición de subsistencia autónoma.

Las observaciones sobre el desarrollo embrionario y larvario, revelan ciertas particularidades que pueden considerarse como adaptativas a la condición de dependencia paterna en medio no acuático: huevos voluminosos (4 mm.); carencia de branquias externas, espiráculo, pico y dientecillos córneos; aleta caudal poco desarrollada; ausencia de membrana interdigital y de tubérculos digitales; piel fina y muy vascularizada.

Experimentalmente, grupos de larvas extraídas del saco vocal del macho a partir del estado 1 del período larvario y cultivados en Holtfreter,ocacionalmente presentaron una abertura rudimentaria al costado izquierdo, presumiblemente con el objeto de favorecer la respiración a nivel de las branquias internas. Sin embargo estas larvas se desarrollaban más lentamente que en el interior del saco vocal y morían antes de la metamorfosis (Jorquera et al. 1972, ,1981). Estas observaciones sugerían un importante rol del saco vocal en relación a una función trófica y/o respiratoria.

CORRESPONDENCIA ULTRAESTRUCTURAL ENTRE EL SACO VOCAL DE *Rhinoderma darwinii* Y EL TEGUMENTO DE LAS LARVAS (Garrido et al. 1975).

La bolsa que alberga las larvas es una adaptación del saco vocal del canto, el cual comunica con el fondo de la cavidad bucal mediante dos hendiduras laterales. Este saco, que se presenta como un divertículo único semilunar, en estado de vacuidad, se distiende durante el período de incubación, entre la pared ventral del cuerpo y el tegumento externo, reflejando el gran saco linfático ventral.

La pared del saco vocal sin larvas en su interior, tiene un espesor que varía entre 500 a 1000 um. y presenta la siguiente estructura: a) epitelio cilíndrico pseudoestratificado, b) tejido conectivo subepitelial, con abundantes vasos sanguíneos, c) capa muscular lisa, y d) endotelio del saco linfático ventral.

El epitelio forma criptas al interior del tejido conectivo subyacente y presenta 4 tipos de células: a) células superficiales, b) células basales, c) células ciliadas, y d) células mucosas. Las células superficiales, cilíndricas, contactan con la membrana entre las células basales, y en su superficie libre presentan numerosas vellosidades digitiformes. Su citoplasma contiene gránulos supranucleares, mitocondrias, aparato de Golgi muy desarrollado, retículo endoplásmico y algunos cuerpos multilaminares relacionados con el Golgi. Las células basales, redondeadas, se sitúan entre la membrana basal y las células superficiales. Son relativamente pobres en organelos y carecen de gránulos y cuerpos multilaminares. Las células mucosas son semejantes a las células caliciformes del tubo digestivo. Las células ciliadas se observan en el interior de las criptas.

La pared del saco vocal distendido por la presencia de las larvas, presenta los mismos elementos estructurales previamente mencionados, pero su espesor varía entre 30 a 100 um. El epitelio decrece en un tercio de su altura y presenta fundamentalmente células superficiales y basales. Las células superficiales poseen los mismos organelos que en la bolsa vacía, pero hay mayor cantidad de cuerpos multilaminares y los gránulos de secreción se encuentran en la región apical, donde las microvellosidades suelen formar una trama reticular. A nivel de los capilares sanguíneos, tanto las células basales como las superficiales se transforman en células planas.

En cuanto a la estructura de la piel de las larvas, su epidermis consiste en un epitelio biestratificado con 2 tipos de células: a) células superficiales aplanadas, y b) células basales redondeadas. El conectivo subyacente es rico en capilares sanguíneos.

La superficie libre de las células superficiales emite prolongaciones protoplasmáticas, bajo las cuales se disponen 2 tipos de vacuolas: vacuolas voluminosas con contenido de aspecto reticular, que representan elementos de secreción mucosa presentes habitualmente en la piel de las larvas en anfibios anuros; y vacuolas pequeñas de aspecto homogéneo, algunas de las cuales se observan en comunicación con la superficie celular, con signos de exo o endocitosis, y también suelen comunicar con el retículo endoplásmico. Además, en el interior del citoplasma se observan vacuolas densas de diferente tamaño.

El espacio intercelular, entre las células superficiales y las células basales, presenta numerosos ensanchamientos con interposición de desmosomas. En el interior de estos espacios frecuentemente se encuentran grandes vacuolas de contenido denso, similares a las vacuolas intracitoplasmáticas.

El aspecto morfofuncional del epitelio del saco sin larvas corresponde a un estado prefuncional en machos recolectados en período de actividad reproductora: células superficiales con abundantes gránulos de secreción y células caliciformes repletas de mucus. Las células ciliadas tendrían por función remover el material de secreción desde el fondo de las criptas y las células basales mantendrían su capacidad de multiplicación para repoblar el epitelio.

En el saco con larvas, una serie de modificaciones indicarían un estado funcional distinto: el decrecimiento de las células superficiales, el aumento de los cuerpos multilaminares, y la concentración apical de los gránulos, significaría un pasaje importante de material de secreción hacia el lumen del saco, por medio de un mecanismo de tipo merocrino. La naturaleza de esta secreción es desconocida pero el aumento de los cuerpos multilaminares y su proximidad al aparato de Golgi sugiere una composición de naturaleza mucopolisacárido.

Por otra parte, la presencia en las células superficiales de la piel de las larvas de numerosas vacuolas que se abren hacia la superficie o hacia el retículo endoplásmico, y la presencia de grandes vacuolas densas en los amplios espacios intercelulares entre las células superficiales y basales; sugiere algún tipo de absorción superficial del material externo, transporte intracitoplasmático y pasaje al espacio intercelular.

Además de la actividad secretora revelada por la ultraestructura del epitelio del saco vocal, éste también ofrece una disposición que puede relacionarse con el intercambio gaseoso. La ausencia de branquias externas y espiráculo y la presencia de un tegumento fino y vascularizado, permite considerar la idea que el intercambio gaseoso durante el desarrollo larvario es cutáneo. La disposición laminar del epitelio

del saco vocal sobre los capilares sanguíneos favorecería esta función respiratoria en forma similar a lo propuesto para la marsupial en *Gastrotheca riobambae* (Del Pino et al. 1975).

LA IDENTIDAD
DE *Heminectes rufus* PHILIPPI
(Formas et al. 1975).

La dificultad para encontrar especímenes en nuestros lugares habituales de recolección en la provincia de Valdivia, nos llevó a recolectar ejemplares de Rhinoderma en Concepción. Los machos adultos provenientes de esta región, albergaban crías en el interior del saco vocal, pero también se observaron formas larvarias libres, con algunas características estructurales diferentes a las de nuestra tabla original. Posteriormente se determinó que estos ejemplares pertenecían a una nueva especie que denominamos *Rhinoderma rufum*.

La identificación de *R. rufum* como una segunda especie para el género *Rhinoderma,* tuvo como punto de partida la descripción hecha por Philippi (1902) de un ejemplar proveniente de Vichuquén (provincia de Curicó), al que denominó *Heminectes rufus*. Cei (1962) y Donoso-Barros (1970) consideraron a esta especie como no válida ya que más bien correspondería a una posible forma local de Rhinoderma o sinónima de *Rhinoderma darwinii.*

Utilizando la descripción y las láminas originales de Philippi (1902), publicadas y comentadas por Cei (1958), establecimos que la forma de *Rhinoderma* colectada en Concepción corresponde a *H. rufus* Philippi. Esta identidad fue más tarde confirmada al comparar directamente los ejemplares de Concepción con material proveniente de Vichuquén. No fue posible hacer una comparación con el ejemplar tipo de *H. rufus* Philippi depositado en el Museo Nacional de Historia Natural (Santiago de Chile). Establecida esta identidad demostramos que Heminectes es sinónimo de Rhinoderma, por cuanto al igual que *R. darwinii* desarrolla crías en el interior del saco vocal y posee con éste similitud de patrón craneano. Sin embargo existiendo claras diferencias entre *R. darwinii* y el especimen descrito por Philippi, se propuso a *H. rufus* como segunda especie para el género Rhinoderma, con la denominación de *Rhinoderma rufum* (Philippi) nueva combinación. Las diferencias más evidentes entre ambas especies, ectosomáticamente parecidas, se refieren a la morfología de la pata, canto nupcial, cariotipo, y procedimiento de desarrollo.

Con el objeto de conocer con exactitud las diferencias del desarrollo entre *R. darwinii y R. rufum,* se procedió a elaborar una tabla de desarrollo para éste último.

CARACTERISTICAS DEL
DESARROLLO DE *R. rufum* (Jorquera et al. 1974).

Para el estudio del período embrionario se esperó ovulación espontánea y pseudo cópula natural en terrarios. Para el estudio del período larvario, los primeros estados se obtuvieron desde el saco vocal del macho, y los estados siguientes fueron recolectados en estado libre en su habitat natural.

Los criterios utilizados para subdividir los diferentes estados de ambos períodos fueron similares a aquellos utilizados en nuestra primera tabla, de modo que se facilitó el reconocimiento de los aspectos diferenciales más importantes entre ambos esquemas de desarrollo.

El período embrionario se subdividió en 12 estados, en los cuales el embrión permanece encapsulado durante 13.5 días. Al igual que en *R. darwinii*, la primera parte de este período transcurre en el medio externo y cuando al octavo día se produce la respuesta muscular, los embriones son incorporados al interior del saco vocal del macho.

El período larvario consta de 15 estados comprendidos entre la aparición del esbozo de los miembros posteriores y el término de la metamorfosis y en ellos no se determinó su duración. La eclosión de las larvas se produce durante los estados 1 y 2, permaneciendo en el saco vocal hasta alcanzar los estados 3 y 4, durante los cuales se diferencia la armadura bucal córnea. En este momento las larvas son expulsadas al exterior y completan su desarrollo y metamorfosis en medio acuático.

Durante los períodos embrionario y larvario se observaron numerosas características morfológicas diferentes a aquellas descritas para *R. darwinii*: Los huevos son pequeños (2.4 mm.); presencia de branquias externas con circulación branquial, espiráculo, pico y diente-

cillos córneos; aleta caudal bien desarrollada; membrana interdigital y tubérculos digitales en los miembros posteriores.

Realizado el estudio de la ultraestructura del saco vocal y la piel de las larvas en *R. rufum*, se constató un aspecto *similar* al observado en *R. darwinii*. En *R. rufum* las células tegumentarias superficiales también contenían vacuolas intracitoplasmáticas densas en la superficie celular, con signos de exo o endocitosis, y algunos estaban comunicadas con el retículo endoplásmico. Grandes vacuolas de contenido denso, también están presentes en los espacios intersticiales entre las células superficiales y basales, pero mientras en *R. darwinii* se observan durante casi todos los estados del desarrollo larvario, en *R. rufum* solo están presentes hasta el estado 5 (Jorquera et al. 1981).

ESTUDIO COMPARADO DEL DESARROLLO DEL TRACTO DIGESTIVO ENTRE *R. darwinii* y *R. rufum* (Jorquera et al. 1982).

Tanto en *R. darwinii* como en *R. rufum*, las características ultraestructurales del epitelio del saco vocal y el epitelio de la piel de las larvas, sugieren que substancias nutrientes elaboradas a nivel del epitelio del saco vocal serían incorporadas a las larvas mediante absorción transepitelial. Ello ocurriría durante todo el desarrollo larvario en *R. darwinii* y durante la breve permanencia en el saco vocal en *R. rufum* . Sin embargo entre ambas especies se planteaba una incógnita en relación a su función digestiva.

En *R. darwinii* su evidente nutrición endógena a expensas del abundante vitelo y la probable transferencia de nutrientes hasta el término de la metamorfosis, hacía presumir una tardía diferenciación del aparato digestivo. Sin embargo también era factible un intercambio paterno-larvario por absorción digestiva, de una manera similar a como ocurre en el anuro vivíparo *Nectophrynoides occidentalis,* en el cual la diferenciación del tubo digestivo se inicia precozmente en la vida embrionaria. Por otra parte, la nutrición exógena en *R. rufum,* a partir del estado 3 del período larvario, presupone que en este momento es funcional el aparato digestivo. Por consiguiente se analizó el desarrollo anatómico del tracto digestivo y la ultraestructura de la mucosa gastroduodenal en ambas especies.

En *R. darwinii,* durante los 5 primeros estados del período larvario se establece el asa gastroduodenal y se inicia la progresiva espiralización del intestino medio, hasta completar una doble espiral de 3 vueltas y media en el estado 10. A partir del estado 11 se produce una rápida reducción de la espira del intestino medio, la cual desaparece a comienzos del estado 13 cuando se diferencia la dilatación gástrica. En el curso de los estados 14 y 15 se produce un notable crecimiento y descenso del estómago por el costado izquierdo. Durante los 12 primeros estados se mantiene aparentemente el volumen de la masa intestinal pero ésta decrece ligeramente durante los 3 últimos estados de la metamorfosis.

El estudio histológico del duodeno revela que en los estados 2 y 3 aún no aparece lumen y hay voluminosas células llenas de densas plaquetas vitelinas y grandes vacuolas lipídicas. El lumen aparece definido en el estado 9, revestido por células que aún poseen inclusiones, pero en cuya parte apical se empiezan a diferenciar microvellosidades. En el estado 13 existe una completa diferenciación del epitelio, con células pequeñas que carecen de inclusiones citoplasmáticas y poseen organelos.

En *R. rufum,* el desarrollo del tracto digestivo se establece precozmente en los 2 primeros estados del período larvario junto a una rápida espiralización del intestino medio, el cual alcanza su máxima longitud en el estado 10, con una espiral de 4 vueltas. Esta espiral se reduce progresivamente a partir del estado 11, persistiendo al costado derecho hasta el estado 13. Al igual que en *R. darwinii,* la dilatación gástrica aparece a comienzos del estado 13 y luego se produce un notable crecimiento y descenso del estómago por el costado izquierdo durante los estados 14 y 15. El volumen del intestino aumenta abruptamente a partir del estado 3, con la iniciación de la alimentación exógena, hasta alcanzar su máxima expresión en el estado 10, para luego decrecer progresivamente hasta el término de la metamorfosis.

La histogénesis del duodeno revela una precoz diferenciación con respecto a *R. darwinii*, ya que al estado 2 está presente el lumen, revestido por células que si bien aún presentan plaquetas vitelinas y vacuolas lipídicas, poseen desarrollo organelar y abundantes microvellosidades. En el estado 3 desaparecen las inclusiones y la diferenciación celular es completa, puesto que se mantiene similar en los siguientes estados.

Estas diferencias morfofuncionales a nivel del tracto digestivo, ponen de manifiesto la incapacidad de *R. darwinii* para realizar procesos digestivos durante la mayor parte de su permanencia en el saco vocal y por consiguiente se descarta una posible ingestión por la boca de material nutritivo. De este modo parece confirmarse para *R. darwinii* un desarrollo endógeno, que como en otras especies con desarrollo directo y provenientes de huevos voluminosos, depende de la abundante reserva de vitelo. *R. rufum* en cambio, tal como lo hacía presumir el menor tamaño de su huevos, depende escasamente del material vitelino el cual es precozmente reemplazado por la alimentación exógena. No obstante esta fundamental dependencia del vitelo, la idea de una adición suplementaria de substancias nutritivas por vía transparenteral, aparte de los sugerido por la ultraestructura del saco vocal y la piel de las larvas, parecía sustentada por 2 observaciones comparadas: a) En embriones de *Characodon eiseni* (teleósteo vivíparo), existen procesos peri anales que cumplen función de absorción (Mendoza 1972). Estos procesos están revestidos por células que poseen diferentes tipos de vesículas y complejo cisterno-tubular. Entre las células se producen amplias dilataciones del espacio intercelular, similares a las descritas en Rhinoderma, y que facilitarían la función de absorción del epitelio. b) En *Gastroteca riobambae,* la bolsa dorsal que alberga las crías, posibilataría el intercambio gaseoso a través de las branquias de éstas, pero carece de función trófica (Del Pino et al. 1975). En este caso parece clara solamente una función protectora y lubricante de la bolsa dorsal, por cuanto su epitelio presenta los mismos elementos glandulares del tegumento externo. Además, los embriones extraídos prematuramente de la bolsa pueden continuar su desarrollo durante un tiempo prolongado en Ringer oxigenado. Esta última condición no se logra en *R. darwinii,* puesto que las lasrvas cultivadas en Ringer oxigenado no sobreviven más allá del estado siguiente a aquél en que fueron extraídas, aún cuando ellas ocasionalmente formen abertura sifonal. Si asumimos que *R. darwinii* es capaz de continuar el intercambio gaseoso en la solución Ringer, la muerte presumiblemente es causada por una deficiencia de principios nutritivos secretados por el epitelio del saco vocal.

En consecuencia, estos hechos sugieren la idea de un mecanismo trófico mixto que depende fundamentalmente de la abundante reserva de vitelo, pero también dependería en los estados terminales, de la absorción de componentes nutritivos indispensables aportados en el interior del saco vocal.

En *R. darwinii* estos componentes podrían ser transferidos a las larvas transepitelialmente durante casi todos los estados larvarios o por vía oral desde el estado 10/11, cuando el vitelo ha sido consumido y el epitelio duodenal es funcional.

En *R. rufum,* que posee una parcial dependencia con el vitelo y el saco vocal, operaría un mecanismo trófico similar durante la breve permanencia de las larvas en el saco vocal. Más tarde éste sería reemplazado por la alimentación exógena. El tracto digestivo y la armadura bucal están claramente diferenciados cuando las larvas son expulsadas al exterior.

En ambas especies el saco vocal favorecería la función respiratoria cutánea o branquial, respectivamente.

EVIDENCIA DE LA RELACION TROFICA PATERNO-LARVARIA EN *R. darwinii* (Giocoechea et al. 1986).

Con el objeto de obtener una evidencia más directa de la hasta ahora presunta relación trófica, se decidió utilizar trazadores biológicos cuya detención en tejidos paternos y larvarios permitirían demostrar posibles vías de transporte e incorporación.

Machos portadores de larvas fueron inyectados en el interior del saco linfático dorsal con peroxidasa y aminoácidos leucina H^3 y valina H^3.

Localizaciones de la peroxidasa.- En el macho la peroxidasa fue detectada en los vasos sanguíneos, sacos linfáticos, y espacios intersticiales de diferentes tejidos.

A nivel del saco vocal el producto de reacción a la peroxidasa (PRP) se observó en las siguientes localizaciones: a) endotelio linfático: vesículas de pinocitosis; b) capa subepitelial: manchas dispersas asociadas con fibras colágenas; el lumen, vesículas de pinocitosis y espacio intercelular del endotelio en los capilares; c) epitelio del saco vocal: en la lámina basal y vesiculas de pinocitosis de las células basales. En el espacio intercelular de células basales y superficiales y en gránulos de secreción en la región apical de las células superficiales. Es de interés hacer notar además la presencia de uniones estrechas (tight junctions) sellando el espacio entre las células superficiales.

Por otra parte, también se demostró una significativa actividad de la peroxidasa en el fluido viscoso del saco vocal de los machos inyectados.

La localización de la peroxidasa en los tejidos larvarios se muestra en la tabla 1. En la piel el trazador se presentó de una manera regular desde el estado 3 al 9; ocasionalmente en el estado 10, y no se observó desde el estado 11 en adelante. En la boca larvaria PRP se encontró desde el estado 3 al 13, ya sea en pequeñas vesículas en las células superficiales del epitelio bucal y en el tejido conectivo y espacios intercelulares del epitelio de la lengua. En el epitelio faríngeo PRP se registró en todos los estados del desarrollo.

Los derivados de intestino anterior y medio mostraron PRP desde el estado 7 del período larvario, y en la cloaca, desde el estado 4 al estado 15. Además se observó PRP en el hígado y en el mesonefros.

La presencia de peroxidasa en el fluido viscoso del saco vocal sugiere que el traspaso de substancias al interior del saco es un paso intermedio en el mecanismo de transporte entre el huésped y las larvas. La posibilidad de una transferencia paracelular a través del epitelio del saco vocal parece remota, debido a la presencia de uniones estrechas sellando los bordes apicales del espacio intercelular. En cambio la presencia del trazador en vesículas de pinocitosis en las células basales y en gránulos de secreción en la región apical de las células superficiales, sugiere que las substancias nutritivas utilizarían una vía de transporte transcelular.

La localización de peroxidasa en la piel y tracto digestivo de la larva señala a estas estructuras como la probable ruta de ingreso al interior de la larva de las substancias elaboradas por el macho. La ausencia de peroxidasa en el tegumento externo durante los estados de metamorfosis, probablemente es debida a la diferenciación que éste alcanza durante los estados terminales del período larvario. A partir

TABLA 1

PRESENCIA DE PEROXIDASA EN DIFERENTES TEJIDOS LARVARIOS

Estados	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIX	XV
Tamaño de la larva (mm.)	10.2	12	12	13.5	14.6	15.1	16	16.5	16.7	16.3	14.3	10.5	8.5
Número de larvas	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	2	2
Piel dorsal	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	++-	---	---	---	--	--
Piel ventral	+++	+++	+++	+++	+++	+++	++-	---	---	---	---	--	--
Piel de la cola	---	---	---	++-	+++	+++	+++	---	---	---	---	--	--
Epitelo bucal	++-	---	++-	+++	++-	++-	+--	---	---	---	---	--	--
Lengua	---	---	---	---	---	---	---	---	---	+++	+++	--	*
Faringe	+++	*	+++	+++	+++	++-	+++	++-	++-	+--	+--	--	+-
Esófago	---	---	---	---	+--	++-	++-	---	---	---	---	--	--
Hígado	---	---	---	---	---	---	---	---	---	+++	++-	++	++
Intestino anterior	---	---	---	---	++-	+++	+--	++-	++-	+++	++-	++	++
Cloaca	---	+++	++-	+++	++-	++-	++-	+--	+++	+++	++-	+-	++
Riñón	+++	++-	++-	+++	++-	+++	+++	+++	+++	+++	+++	++	++

+ = Reacción positiva a la peroxidasa por cada larva examinada.

- = Reacción negativa a la peroxidasa por cada larva examinada.

* = Sin información.

TABLA 2

LECTURA EN CONTADOR DE CENTELLEO EN LARVAS, LUEGO DE LA ADMINISTRACION DE LEUCINA Y VALINA MARCADA EN MACHOS PORTADORES

Estados	IX	X	XI	XII	XIII	XIV
Número de larvas	2	1	2	3	2	3
Amino ácido marcado	Leu	Leu	Val	Leu	Leu	Leu
cpm/larva	342	692	432	1972	1984	1783
Peso corporal del macho (g)	2.4		2.3	2.2		2.0

Leu = Leucina, Val = Valina, cpm = Cuentas por minuto.

Actividad específica Leu = 5.000 uCi/umol.

Actividad específica Val = 1.170 uCi/umol.

del estado 7 en adelante y en forma paralela a la progresiva aparición del lumen intestinal, la peroxidasa es también incorporada a nivel del lumen intestinal. La presencia de peroxidasa en el mesonefros de la larva indica que el trazador alcanza el fluido corporal y luego es excretada por el riñón en la cloaca.

Detección de aminoácidos marcados.- Los valores promedio de lecturas en contador de centelleo sobre las larvas extraídas del saco, luego de la inoculación del macho con leucina y valina marcadas, se muestran en la tabla 2.

Localizaciones tisulares de los aminoácidos marcados.- En los machos inyectados con leucina ó valina, la radioautografía para microscopía óptica reveló la presencia de radioactividad en el interior de la pared del saco vocal.

La localización de radioactividad en tejidos de larvas en diferentes estados se muestra en la tabla 3. El marcaje fue principalmente observado en el tubo digestivo. En la boca se presentó exclusivamente en la lengua: epitelio, lámina basal, músculos y pared del saco linfático submaxilar. En el intestino, en células en avanzado estado de diferenciación, especialmente en sus regiones apicales. En la cloaca el trazador fue localizado tanto en la pared como en el lumen. También se encontraron los marcadores en la epidermis, dermis, y endotelio de los sacos linfáticos subdérmicos; tejido muscular, nervioso y cartilaginoso.

Estos resultados confirman el pasaje de substancias desde la circulación paterna hacia el interior de las larvas. El incremento de la incorporación de leucina entre los estados 12 a 14, en relación con los estados 9 y 10, podría interpretarse como una mayor demanda de nutrición por parte de las larvas, lo cual coincide con el agotamiento del material vitelino que ocurre en el estado 11.

Las diferentes localizaciones tisulares de aminoácidos radioactivos y peroxidasa, indican que esta última es procesada como una substancia extraña, siendo absorbida y luego eliminada por el mesonefros. La leucina y valina marcadas son en cambio incorporadas por varios tejidos larvarios (tejido muscular, cartilaginoso y nervioso; mininges y tegumento), lo cual sugiere que podrían ser utilizadas para síntesis proteica.

Esta transferencia de substancias alimenticias desde el macho hacia las larvas que se desarrollan en el interior de su bolsa incubatriz, parece ser única en los anfibios. Relaciones similares han sido descritas para otros anfibios, pero es la hembra quién realiza el rol de huésped. En *Salamandra atra,* una vez que el vitelo y los huevos embriotróficos son consumidos, la alimentación es provista por células

derivadas de una "zona trófica uterina" y por substancias transferidas desde los capilares maternos para componer una "leche uterina" (Fachbach 1969; Bertín 1952; Vilter y Vilter 1964). En Caecilios vivíparos existe una similar "leche uterina" producida por células secretoras del oviducto (Wake, 1977), la cual podría considerarse como equivalente al fluído presente en el saco vocal de *R. darwinii.* En el vivíparo *Nectophrynoides occidentalis*, los embriones están libres en el lumen uterino e incorporan por vía oral mucopolisacáridos secretados por el epitelio de revestimiento (Vilter y Lugano 1959; Xavier 1973).

TABLA 3

PRESENCIA DE ^{3}H LEUCINA Y ^{3}H VALINA
EN DIFERENTES TEJIDOS LARVARIOS

Estado	11	10	12		14
Isótopo	Leu	Leu	Leu	Val	Leu
Número de larvas	2	1	2	2	1
Retina	--	-	++	--	+
Médula espinal	++	+	++	--	+
Nervios	+-	+	++	--	+
Lengua	++	+	++	++	+
Estómago	--	+	+-	++	-
Hígado	+-	-	++	+-	+
Intestino	++	+	++	++	+
Cloaca	--	+	++	+-	+
Piel	++	+	+-	++	+
Músculo	+-	+	+-	++	+
Cartílago	--	-	++	++	-

Leu = Leucina.

Val = Valina.

\+ = presencia de radioactividad por cada larva examinada.

\- = ausencia de radioactividad por cada larva examinada.

REFERENCIAS

BERTIN, L. 1952. Oviparité, ovoviparité, viviparité. Bull. Soc. Zool. France. 77: 84-92.

BURGER, O. 1904. La neomelia de la *Rhinoderma darwinii* D y B. Mem. Cient. Lit. (Chile) 115: 585-604.

CEI, J.M. 1958. Las láminas originales del Suplemento a los Batraquios Chilenos de Philippi: Primera impresión y comentarios. Inv. Zool. Chil. 4: 265-288.

CEI, J.M. 1962. Batracios de Chile. Ed. Univ. de Chile. Santiago de Chile. 111-115.

DONOSO-BARROS, R. 1970. Catálogo Herpetológico Chileno. Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Santiago (Chile) 31: 49

DEL PINO, M.E., M.L. GALARZA, C.M. ALBUJA y A.A. HUMPHRIES (Jr.). 1975. The maternal pouche and development in the marsupial frog *Gastroteca riobambae* (Fowler). Biol. Bull. 149: 480-491.

DUMERIL, A.M. y G. BIBRON. 1841. Erpétologie générale. Paris. 8: 659.

FACHBACH, G. 1969. Zur Evolution der Embryonal-bZW. Larvalentwicklung. bei Salamandra Z. Syst. Evolut.- Forsch. 7: 128-145.

FORMAS, R., E. PUGIN y B. JORQUERA. 1975. La identidad del batracio chileno *Heminectes rufus* Philippi 1902. Physis, Secc. C 89: 147-157.

GARRIDO, O., E. PUGIN y B. JORQUERA. 1975. Correspondance ultrastructurale entre la bourse gutturale du *Rhinoderma darwinii* et le tegument des larves. Boll. Zool. 42: 133-144.

GAY, C. 1848. Historia Física y Política de Chile. Zoología T. 2. París. pp. 122.

GOICOECHEA, O., B. JORQUERA y O. GARRIDO. 1986. Evidence for a trophic paternal-larval relationship in the frog *Rhinoderma darwinii*. J. Herpetology. 20: 166-176.

JIMENEZ DE LA ESPADA, D.M. 1872. Sobre la reproducción de *Rhinoderma darwinii*. Anales de Hist. Nat. Madrid. 139-151.

JORQUERA, B., E. PUGIN y O. GOICOECHEA. 1972. Tabla de desarrollo normal de *Rhinoderma darwinii*. Arch. Med. Vet. 4: 1-15.

JORQUERA, B., O. GARRIDO y E. PUGIN. 1982. Comparative studies of the digestive tract development between *Rhinoderma darwinii* and *R. rufum*. J. Herpetology. 16: 204-214.

JORQUERA, B., E. PUGIN y O. GOICOECHEA. 1974. Tabla de desarrollo normal de *Rhinoderma darwinii* (Concepción) Bol. Soc. Biol. de Concepción. 48: 127-146.

JORQUERA, B., E. PUGIN, O. GOICOECHEA y R. FORMAS. 1981. Procedimiento de desarrollo en dos especies del género Rhinoderma. Medio Ambiente 5 (2): 58-71.

KRIEG, H. 1924. Biologische reisestudien in Sudamerika. II Rhinoderma und Calyptocephalus Ztr. Morphol. u Okol. d. Tiere 3: 150-168.

MENDOZA, G. 1972. The fine structure of an absorptive epithelium in a viviparous Teleost. J. Morph. 136: 109-130.

PHILIPPI, R.A. 1902. Suplemento a los Batraquios Chilenos. Historia Física y Política de Chile de Claudio Gay.

VILTER, V. y A. VILTER. 1960. Sur la gestation de la *Salamandra noire* des Alpes, *Salamandra atra* Laur. C.R. Soc. Biol. Paris. 154: 290-294.

VILTER, V. y A. VILTER. 1964. Sur l'evolution des corps jaunes ovariens chez *Salamandra atra* Laur. des Alpers vaudoises. C.R. Soc. Biol. Paris. 158: 457-461.

VILTER, V. y A. LUGANO. 1959. Trophisme intra-uterin et croissance embryonnaire chez *Nectophrynoides occidentalis* Angel crapaud totalement vivipare du Mont Nimba (Haute-Guinée). C.R. Soc. Biol. Paris. 153 : 29-32.

WAKE, M. 1977. Fetal maintenance and its evolutionary significance in the amphibia: Gymnophiona J. Herpetology. 11: 379-386.

WILHELM, O. 1927. La *Rhinoderma darwinii* D. y B. Bol. Soc. Biol. de Concepción (Chile). 1: 11-39.

WILHELM, O. 1932. Nuevas observaciones acerca de la neomelia de la *Rhinoderma darwinii*. Rev. Chil. Hist. Nat. 36: 116-170.

XAVIER, F. 1973. Le cycle des voies génitales femelles de *Nectophrynoides occidentalis* Angel, amphibien anoure vivipare. Z. Zellforsch. 140: 509-534.

An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso, 17: 65 - 85, 1986

BIOSISTEMATICA DE LOS LEPTODACTYLIDAE CHILENOS

NELSON DIAZ

La primera mención a un Anuro en la fauna chilena corresponde a la descripción que Feuillée hizo en 1714 de la "salamandra acuática y negra", que Donoso-Barros y Cei (1962) identificaron como el renacuajo de *Caudiverbera caudiverbera* (Linnaeus). Varios investigadores descubrieron luego otras especies y en 1902 Rodulfo Amando Philippi publicó el "Suplemento a los Batraquios chilenos descritos en la Historia Física i Política de don Claudio Gay". Las contribuciones posteriores son esporádicas, hasta la aparición en 1962 de la monografía "Batracios de Chile" de José Miguel Cei. Ambos autores basan su trabajo taxonómico casi exclusivamente en caracteres morfológicos, y entre ambos existe una notable diferencia de criterios taxonómicos, que se expresa en que el primero reconoció 17 géneros y 85 especies de anuros y el segundo sólo 9 géneros y 19 especies. Considerando la opinión de Cei (1962), dos especies descritas a esa fecha pero no incluidas en su obra, y 15 especies nuevas descritas en los últimos años, los anuros chilenos constituyen un grupo reducido de 36 especies, pertenecientes en su mayoría (31 especies) a la Familia Leptodactylidae.

La descripción de tal cantidad de especies nuevas ha modificado la diversidad del grupo, introduciendo cambios profundos en la interpretación de su evolución y relaciones filogenéticas; éstas han sido estudiadas sólo parcialmente en monografías recientes sobre los Leptodactylidae (Lynch 1971, 1978; Heyer 1975), faltando un estudio global que incluya todas o al menos la mayor parte de las especies.

El propósito de este trabajo fue realizar un estudio biosistemático, aportando caracteres que permitan postular relaciones filogenéticas entre las especies de Leptodactylidae de Chile. Se buscó encontrar relaciones intra e intergenéricas que constituyan un marco de referencia para otros estudios, elaborar proposiciones taxonómicas, y una Clasificación filogenética del grupo. El trabajo se orientó tomando en cuenta las siguientes hipótesis:

1. *Caudiverbera* es un género tempranamente divergente de los restantes Leptodactylidae; se repostula la opinión de Reig (1960) de incluirlo como género monotípico en una subfamilia distinta de Telmatobiinae.

2. Considerando la proposición de Gallardo (1970), que *Alsodes* es un género válido de Telmatobiinae, se postuló que sus relaciones son más estrechas con *Telmatobius* que con *Eupsophus,* género este último al cual algunas de sus especies han sido adscritas en trabajos previos (Cei 1962; Lynch 1978).

3. Los géneros *Alsodes, Telmatobius e Insuetophrynus* pertenecerían a una línea evolutiva distinta de *Eupsophus* y probablemente de *Hylorina,* lo que implica que no pueden ser ubicados en una misma tribu con estos últimos géneros (Telmatobiinas; Lynch 1978).

MATERIAL Y METODOS

Se colectaron adultos y larvas de Leptodactylidae, que se utilizaron para experimentos bioquímicos, para realizar observaciones sobre morfología, estado reproductivo, y para obtener mediciones corporales. Se completaron observaciones morfológicas utilizando además ejemplares de colecciones del Instituto de Zoología de la Universidad Austral de Chile (IZUA), del Museo de Zoología de la Universidad de Concepción (MZUC), y del Departamento de Biología Celular y Genética de la Universidad de Chile.

Para obtener descripciones comparables de la morfología de animales adultos se obtuvo información de 44 caracteres cualitativos; se obtuvieron además medidas de 10 caracteres, utilizando un pié de metro (precisión ± 0,5 mm). Se trabajó con un total de 253 animales, pertenecientes a 21 especies.

Departamento de Ciencias Ecológicas. Facultad de Ciencias. Casilla 653 Santiago, Chile.

La observación que en algunas especies ocurre un dimorfismo sexual en el desarrollo de los brazos, condujo a realizar un estudio comparado para establecer la correspondencia entre el desarrollo de los brazos en los machos y algunas características humerales; para este propósito se realizaron disecciones en ejemplares de las siguientes especies: *Alsodes nodosus* (3 machos; 1 hembra); *A. tumultuosus* (3 machos; 1 hembra); *A. vanzolinii* (1 macho); *A. monticola* (1 macho); *Telmatobius montanus* (3 machos; 1 hembra); *T. marmoratus* (3 machos; 1 hembra); *T. halli* (1 macho; 1 hembra); *Insuetophrynus acarpicus* (2 machos; 1 hembra). Mediciones sobre los húmeros se tomaron con un pie de metro (precisión ± 0,5 mm).

Observaciones preliminares de polimorfismo en las características del xifisternum en poblaciones de *Eupsophus* condujeron a examinar, previa disección, las variaciones de esa estructura en 37 *E. roseus* y 45 *E. migueli* adultos.

La información descrita, estructurada en una matriz de caracteres fue la base para realizar un Análisis Factorial de correspondencias (Lebart y Fénelon 1973), como un modo de expresar objetivamente la distinción y obtener una agrupación fenética de las especies. Estos análisis se realizaron en primer lugar con las 21 especies disponibles y luego excluyendo algunas del análisis.

Para obtener descripciones comparables de la morfología externa de las larvas fue necesario elaborar una pauta de descripción, definiendo un conjunto de 25 caracteres y completando una Matriz de caracteres. Las observaciones se realizaron en larvas fijadas (77 larvas pertenecientes a 13 especies); la observación de las papilas orales se realizó después de teñirlas con Azul de Bromofenol al 1%. Para elaborar las descripciones y confeccionar dibujos de las larvas se prefirieron los estados más avanzado del desarrollo (33 al 40 según Gosner 1960). La información de la Matriz se completó para 23 especies con datos de la literatura y se utilizó para efectuar el Análisis Factorial de Correspondencias con el propósito de agrupar las especies. Estos se realizaron incluyendo primero las 23 especies y luego excluyendo algunas. Con el propósito de incorporar información cuantitativa fue necesario definir un conjunto de medidas, que se tomaron con un pié de metro (precisión ± 0,5 mm) sobre animales fijados.

Con el propósito de comparar cualitativa y cuantitativamente algunas características y tácticas reproductivas se obtuvo información del tamaño corporal de hembras reproductivas (aquellas que en época de reproducción tienen oocitos ováricos en algún grado de desarrollo); cantidad de oocitos ováricos u ovulados por hembra; tamaño de los oocitos; tipo de puesta; color de los oocitos; lugar de ovipostura; duración del período larval; tamaño larval en estados premetamórficos; tamaño al completar la metamorfosis. Las observaciones se realizaron en los sitios reproductivos y durante la época de reproducción de cada especie; datos cuantitativos como el número de oocitos ováricos y su tamaño se obtuvieron en el laboratorio (los últimos bajo la lupa y utilizando un ocular calibrado; precisión ± 0,1 mm). Se realizaron observaciones en individuos de 19 especies.

Para la realización de ensayos enzimáticos para detectar hexoquinasas hepáticas, los animales recién traídos al laboratorio se sacrificaron por demedulación, obteniéndose el hígado. Luego se determinaban las hexoquinasas presentes en ese órgano, utilizando técnicas de separación cromatográfica y medición de actividad hexoquinásica descritas por Ureta y col. (1971) y por Radojkovic y col. (1978). Se utilizaron 84 individuos pertenecientes a 22 especies.

Para la separación de Lactato deshidrogenasas (LDH) de cristalinos, se procedió a demedular los animales y realizar un corte en el globo ocular, presionando luego la órbita por su parte inferior; los cristalinos así obtenidos se homogeneizaron en una solución de NaCl y Urea (Schmiel y Guttman, 1974). Las LDH se separaron electroforéticamente utilizando geles de poliacrilamida preparados por el método de Davis (1964) modificando la concentración del gel separador al 6%; se colocaba a cada gel el equivalente a 900-1000 mg de proteína, basado en determinaciones espectrofotométricas realizadas a longitudes de onda de 280 y 260 nm. Después de cada electroforesis las actividades enzimáticas se revelaban incubando los geles en una solución de Lactato de Li 0,1 M, KCn 0,005 M, NAD+ 0,0005 M, PMS 0,004 mg/ml y NBT 0,04 mg/ml, en amortiguador TRIS-Cl 0,25 M pH 7,4 en un baño a 30º C. Después de teñidos, los geles se guardaron en ácido acético al 7%. Los patrones obtenidos se fotografiaron, y se confeccionaron densitogramas. Estos últimos en un densitógrafo Canalco, con el propósito de cuantificar las proporciones relativas de cada isoenzima. Los ensayos electroforéticos se

realizaron a un amperaje constante de 3 mA por gel. El voltaje y el tiempo de corrida con 12 geles alcanzaba alrededor de 200 V y 3 horas respectivamente. Se utilizaron 111 animales pertenecientes a 17 especies.

Para efectuar un análisis genético bioquímico de poblaciones se trabajó con especies pertenecientes a 6 géneros de Leptodactylidae; sólo en *Eupsophus* se utilizaron dos especies por cuanto se precisaba aclarar el status específico de una de ellas. Las poblaciones estudiadas fueron: *Pleurodema thaul* (10 machos y 9 hembras; La Ligua); *Alsodes tumultuosus* (7 machos y 6 hembras; La Parva); *Telmatobius marmoratus* (5 machos y 8 hembras; Parinacota); *Insuetophrynus acarpicus* (9 machos y 8 hembras; Mehuín); *Eupsophus migueli* (9 machos y 8 hembras; Mehuín); *Eupsophus roseus* (1 macho y 14 hembras; Valdivia); *Caudiverbera caudiverbera* (4 machos y 11 hembres; Melipilla). Los animales, todos adultos, se sacrificaron por demedulación a más tardar tres días después de llevados al laboratorio; se realizaron disecciones a temperatura ambiente y se extrajo sangre, hígado, riñón y cristalinos. A partir de la sangre se obtenía la fracción de plasma y de los eritrocitos se preparaba una solución de hemoglobina lisando los glóbulos al agregarles dos volúmenes de agua bidestilada. Cuando la electroforesis no se realizaba inmediatamente, los eritrocitos intactos se guardaban a -80ºC hasta la realización del experimento. Los órganos extraídos de cada animal se guardaban también a -80ºC y los homogeneizados para obtener proteínas solubles se preparaban momentos antes de realizar la electroforesis. Se utilizó electroforesis horizontal en geles de almidón al 12%; en todas las corridas se utilizó una muestra de las proteínas correspondientes provenientes de *Caudiverbera caudiverbera* como patrón comparativo para la migración de bandas proteicas; se aplicaba un amperaje constante de 50 mA por gel, siendo las dimensiones de éstos 190x130x-10 mm. Las condiciones de electroforesis y las tinciones son las descritas por Selander y col. (1971) y por Ayala y col. (1972), excepto en el caso de proteínas totales que se tiñeron con una solución que contenía 60 mg de Coomassie Blue R en 100 ml ácido acético:metanol:agua 1:5:5. En hemolizados se tiñeron hemoglobinas y Málico deshidrogenasa (MDH. EC 1.1.1.37); en plasma sanguíneo se tiñeron proteínas totales y Esterasas (EST. EC 3.1.1.2); en riñón se tiñeron Tetrazolium oxidasa y Láctico deshidrogenasas (LDH. EC 1.1.1.27); en hígado se tiñeron Glutámico oxaloacético transaminasa (GOT. EC 2.6.1.1) y Alfa glicerofosfato deshidrogenasa (GPD. EC 1.1.1.8). Los geles se guardaban 24 horas en solución fijadora (ácido acético:metanol:agua 1:5:5) y sobre los geles fijados se realizaron las mediciones de migración alélica. Las relaciones entre poblaciones se estimaron de acuerdo a índices de Identidad y Distancia genética propuestos por Nei (1972) y se entregan en forma de dendrogramas construidos utilizando el algoritmo de promedios UPGMA (Sneath y Sokal 1973).

Análisis filogenético de caracteres.

Del conjunto de caracteres obtenidos en los estudios citados, se analizaron aquéllos para los cuales es posible establecer una tendencia de cambio y estados ancestral y derivado, esto último utilizando los criterios citados y analizados por Trueb (1973).

RESULTADOS

En primer lugar se entregan los resultados del estudio de húmeros y del aparato esternal, realizados en algunas especies de la muestra. El estudio de la morfología del húmero de 9 especies puede resumirse así: los machos de las 9 especies que evidencian dimorfismo en el desarrollo de los brazos poseen, además de un mayor desarrollo de la musculatura, un desarrollo de estructuras óseas (crestas humerales) que no se observa en las hembras. En la Fig. 1 se muestran vistas medias y laterales de los húmeros de 6 especies, como representativas de las situaciones encontradas. Las especies de *Alsodes* poseen sólo las crestas posteroinferior (1), posterosuperior (2) y anterior (3); las especies de *Telmatobius* poseen además las crestas posterointerna (4) e inferior (5), con la sola excepción de *T. montanus* que sólo posee las crestas 1,2,3 y 5; *Insuetophrynus acarpicus* posee las crestas 1,2,3 y 4. (Fig. 1).

Las comparaciones de medidas de las crestas humerales, utilizando aquellas especies en que se midió más de un húmero, se entregan en la Tabla 1. Las crestas posterosuperior y posteroinferior tienen un mayor desarrollo en las especies de *Alsodes* y en *Telmatobius montanus* respecto a las restantes especies de *Telmatobius*; lo inverso ocurre con la cresta anterior.

La observación del esternón en 37 *Eupsophus roseus* y 45 *E. migueli* permitió distinguir cuatro estados en la forma del

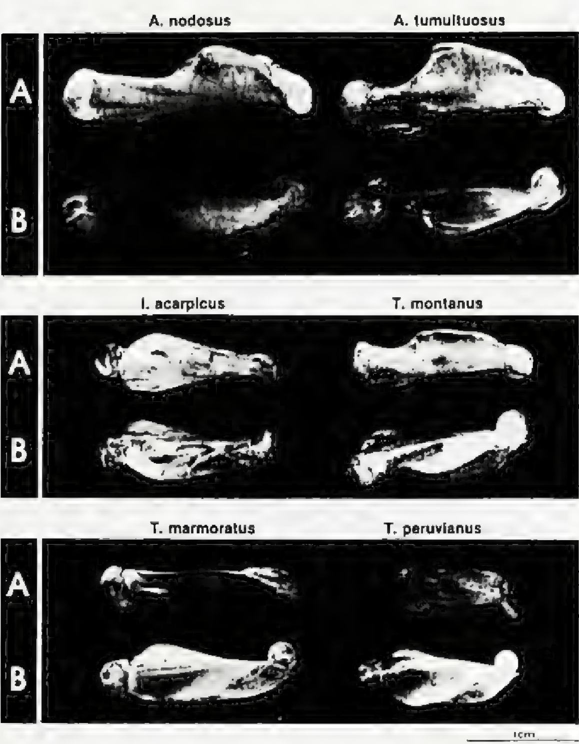


Fig. 1: Vistas Media (A) y Lateral (B) de húmeros de seis especies de *Leptodactylidae* de Chile.

extremo posterior del xifisternum, los que se anotan a continuación señalando en cada caso el número de individuos de *E. roseus* y *E. migueli* que los presentaron: 1. Xifisternum hendido (0/5); 2. Xifisternum semihendido (2/6); 3. Xifisternum redondo (33/19); y 4. Xifisternum puntiagudo (2/3). Se constata así el polimorfismo del carácter siendo el xifisternum redondo el estado más frecuente.

La información de los dos sistemas morfológicos descritos se incorporó al resto de las características morfológicass obtenidas en animales adultos de 21 especies, información que codificada en la Matriz de caracteres fue utilizada para el Análisis factorial de correspondencias que se realizó: 1. incluyendo las 21 especies; 2. excluyendo las dos especies de *Rhinoderma;* 3. excluyendo además a *Pleurodema thaul;* 4. excluyendo además a *Eupsophus migueli, E. vertebralis* y *Batrachyla taeniata.* La exclusión de *Rhinoderma* y *Pleurodema* obedece a que se utilizaron como control respecto a los géneros de Telmatobiinae; la exclusión de especies de *Eupsophus* y *Batrachyla* se justificó para incrementar la potencialidad del método en el análisis de los géneros más homogéneos (*Alsodes* y *Telmatobius*); en los últimos análisis se mantuvo a *Eupsophus roseus* y *Batrachyla leptopus,* por ser las especies tipo de sus respectivos géneros.

TABLA 1

INDICES MORFOMETRICOS DE LA MORFOLOGIA DEL NUMERO
DE CINCO ESPECIES LEPTODACTYLIDAE*

CRESTA	1	2	3	1	2	3	1	2	3
INDICE	AcLc/LH	AcLc/LH	AcLc/LH	Ac/LH	Ac/LH	Ac/LH	Lc/LH	Lc/LH	Lc/LH
ESPECIE									
Telmatobius peruvianus	1,77	0,75	1,43	0,27	0,14	0,22	0,90	0,76	0,91
Telmatobius marmoratus	2,00	1,05	1,70	0,27	0,15	0,24	0,87	0,79	0,81
Telmatobius montanus	4,13	2,84	0,85	0,37	0,27	0,18	1,21	1,17	0,50
Alsodes tumultuosus	4,44	2,33	1,06	0,35	0,20	0,15	1,07	0,96	0,60
Alsodes nodosus	3,57	2,55	1,39	0,31	0,21	0,17	0,87	0,90	0,63

Cresta 1 = posteroinferior; Cresta 2 = posterosuperior; Cresta 3 = anterior.
Ac Lc/LH = Alto cresta x Longitud cresta/Longitud húmero; Ac/LH = Alto cresta/Longitud húmero;
Lc/LH = Longitud cresta/Longitud húmero.
* Todos los índices están basados en medidas del húmero derecho de los machos y están normalizados por la longitud corporal de los respectivos animales; se entregan los promedios de los índices, multiplicados por 100.

Los resultados de estos análisis se muestran en la Tabla 2 (A,B,C y D respectivamente). En todos los casos se trabajó con siete factores; el porcentaje de variación explicado por éstos fue 84,7; 86,3; 87,3 y 89,3 respectivamente. Al factor 1 se asociaron en todos los casos las especies de *Telmatobius*, excepto *T. montanus*, que se asoció al factor 7 en los dos últimos análisis; en el primer análisis (1A) también se asociaron al factor 1 las dos especies de *Rhinoderma*, aunque con correlaciones negativas; en 1B, 1C y 1D se asociaron con correlaciones negativas especies de *Eupsophus* y *Batrachyla*. Al factor 2 se asociaron en todos los casos las cuatro especies de *Alsodes*, y en 1B, 1C y 1D se agregó *Caudiverbera* con correlación opuesta. Al factor 3 se asociaron en 1A *Eupsophus migueli, Batrachyla leptopus* e *Hylorina sylvatica;* en 1B y1C no hubo especies asociadas significativamente a este factor y en 1D se asociaron *Eupsophus roseus, Batrachyla leptopus* e *Hylorina sylvatica,* especies que en este mismo análisis tuvieron correlaciones iguales o más altas a otros factores. Al factor 4 se asoció en 1A *Caudiverbera* y en los otros tres casos *Telmatobufo venustus.* Al factor 5 se asoció esta misma especie en 1A y en los otros tres casos *Insuetophrynus acarpicus. Pleurodema thaul* se asoció al factor 6 en los dos primeros análisis en tanto que a este mismo factor se asoció *Hylorina sylvatica* en los últimos dos. Al factor 7 se asociaron sucesivamente *I. acarpicus, H. sylvatica* y *T. montanus.*

Análisis multivariado de caracteres larvales.

Con la información codificada en la Matriz de Caracteres larvales se realizó el Análisis Factorial de correspondencias: 1. incluyendo las 23 especies; 2. excluyendo las dos especies de *Rhinoderma;* 3. excluyendo además a *Pleurodema thaul;* y 4. excluyendo además a *Eupsophus vertebralis, E. migueli, Batrachyla taeniata, B. antartandica* y *Telmatobufo australis.* Los resultados de estos análisis

TABLA 2

ASOCIACIONES DE LAS ESPECIES A FACTORES, RESULTANTES DE LOS ANALISIS FACTORIALES DE CORRESPONDENCIAS BASADOS EN CARACTERES LARVALES

Factor	A 23 sp		B 21 sp		C 20 sp		D 15 sp	
1	Tv	0,852	Tv	−0,912	Tv	−0,887		
	Ta	0,890	Ta	−0,941 (0,421)	Ta	−0,919 (0,487)		
	Er	−0,505 (−0,447)					Er	−0,952 (0,420)
2	Er	0,654	Er	0,772	Er	0,770		
	Rd	0,593	Ev	0,580	Ev	0,577	Tv	0,979 (−0,350)
			Em	0,772	Em	0,772		
	Th	−0,588	Tper	−0,580	Tper	−0,564		
	Tper	−0,581 (−0,486)	Th	−0,568 (−0,495)	Th	−0,552 (−0,488)		
	Tmar	−0,530						
	At	−0,537	At	−0,568	At	−0,537		
	Am	−0,503	Am	−0,523	Am	−0,510		
3	Ia	0,847 (0,356)	Ia	0,940 (−0,375)	Ia	0,925 (−0,394)	Ia	0,951 (−0,353)
4	Cc	0,623 (0,544)	Cc	−0,815 (0,431)	Cc	−0,875 (−0,357)	Cc	−0,895 (0,367)
5	Cc	0,632 (−0,483)	Bl	0,544	Bl	0,675	Bl	0,556
			Bt	0,485 (−0,483)	Bt	0,563 (−0,431)	Tpef	0,535 (−0,471)
			Ba	0,544	Ba	0,675	Tmar	0,509
6			Pt	0,697 (0,413)	Th	−0,546 (−0,441)	Hs	0,707
					Tmar	−0,520	Bl	0,599 (−0,472)
					Tper	−0,664		
7	Pt	−0,558 (0,344)	Th	0,538 (0,466)	An	0,631 (−0,427)	An	0,662 (0,485)
			Tpef	0,577				

La cifra entre paréntesis indica el valor de correlación siguiente, luego de seleccionar, las especies con correlaciones superiores a 0,5.

se muestran en la Tabla 3 (A,B,C y D respectivamente). En todos los casos se trabajó con siete factores; el porcentaje de variación explicado por estos factores fue 85,2; 88,2; 89,6 y 93.9% respectivamente. En los tres primeros casos (3A, B y C) al factor 1 se asocian las especies de *Telmatobufo* y en el último análisis (3D) *Eupsophus roseus.* Al factor 2 se asocian en 3A, B, C, especies de *Eupsophus* y en 3D las especies de *Telmatobufo.* En los 4 análisis, al factor 3 se asocia inequívocamente *Insuetophrynus acarpicus* y al factor 4 *Caudiverbera caudiverbera.* En el primer análisis (3A) *C. caudiverbera* aparece también asociada al factor 5; sin embargo, en 3B, C, D a este factor se asocian especies de *Batrachyla.* El factor 6, que no tiene especies asociadas significativamente en el primer análisis, asocia en 3 B a *Pleurodema thaul;* en 3C se asocian tres especies de *Telmatobius; T. montanus* tiene una correlación opuesta a los demás *Telmatobius* en ese factor. Al factor 7 se asocian en 3A *Pleurodema thaul* y en 3B dos especies de *Telmatobius,* repitiéndose lo ocurrido en el factor anterior con *T. montanus;* en 3C y D sólo se asocia a ese factor *Alsodes nodosus.*

Ecología reproductiva.

La información de las características reproductivas de especies representativas de 9 géneros resume en la Tabla 4; de cada especie se tomó un mínimo de 5 hembras para obtener los valores promedio de los caracteres cuantitativos. En el caso de los géneros politípicos se ha obtenido además de información parcial de algunas de sus restantes especies para estimar las características genéricas. En *Batrachyla* las hembras de *B. leptopus* y *B. antartandica* tienen tamaños corporales promedio (39,3 y 37,5 mm) similares a *B. taeniata* (37,1 mm); sin embargo, los números promedio de oocitos ováricos son menores (71 y 53 vs 380) y los diámetros promedio de los oocitos son mayores (3,20 y 3,53 vs 2.10 mm). Se trata en todo caso de oocitos con una marcada pigmentación oscura en el polo animal, que son depositados entre la

TABLA 3

ASOCIACIONES DE LAS ESPECIES A FACTORES, RESULTANTES DE LOS ANALISIS FACTORIALES DE CORRESPONDENCIAS BASADOS EN CARACTERES DE ANIMALES ADULTOS

Factor	A 21 sp		B 19 sp		C 18 sp		D 15 sp	
1	Th	0,680	Th	0,742	Th	0,736	Th	0,731
	Tper	0,744	Tper	0,847	Tper	0,837	Tper	0,824
	Tmar	0,554	Tmar	0,661	Tmar	0,653	Tmar	0,640
	Tpef	0,769	Tpef	0,822	Tpef	0,816	Tpef	0,835
	Rd	−0,657 (−0,544)	Er	−0,709 (0,342)	Er	−0,709 (−0,354)	Er	−0.589 (−0,434)
	Rr	−0,658	Ev	−0,689	Ev	−0,689		
			Em	−0,774	Em	−0,774		
			Bl	−0,690	Bl	−0,693	Bl	−0,592
			Bt	−0,555	Bt	−0,559		
2	Av	0,532	Av	0,535	Av	0,589	Av	0,600
	An	0,678	An	0,615	An	0,653	An	0,700
	At	0,547 (−0,488)	At	0,575 (−0,523)	At	−0,671 (−0,445)	At	0,683 (−0,455)
	Am	0,588	Am	0,624	Am	0,708	Am	0,727
			Cc	−0,845	Cc	−0,800	Cc	−0,737
3	Em	−0,576					Er	0,592
	Bl	−0,556 (0,526)					Bl	0,561 (−0,434)
	Hs	−0,540					Hs	0,591
4	Cc	−0,744 (0,468)	Tv	0,713 (−0,332)	Tv	0,699 (−0,335)	Tv	−0,714 (0,385)
5	Tv	−0,757 (0,336)	Ia	0,677 (−0,409)	Ia	−0,713 (0,332)	Ia	−0,762 (0,362)
6	Pt	0,754 (−0,378)	Pt	−0,696 (0,336)	Hs	−0,701 (0,406)	Hs	−0,635 (0,439)
7	Ia	0,605 (−0,327)	Hs	0,744 (0,315)	Tmo	0,723 (−0,387)	Tmo	0,750 (−0,428)

La cifra entre paréntesis indica el valor de correlación siguiente, luego de seleccionar las especies más altamente correlacionadas con cada factor.

vegetación húmeda o bajo troncos caídos, en forma de racimos; las larvas son de tamaño mediano (entre 20 y 60 mm); al completar la metamorfosis originan individuos pequeños (menos de 16 mm de longitud corporal).

En *Telmatobius* desconocemos el tipo y lugar de ovipostura de todas las especies; los tamaños promedios de las hembras son similares en *T. peruvianus, T. halli* y *T. montanus* (47,2; 51,2 y 51,0 mm) y significativamente mayores en *T. marmoratus* y *T. pefauri* (58,6 y 74,2 mm). El número promedio de oocitos ováricos en estas especies es 285, 348, 628, 961 y 910 y los tamaños promedios de oocitos en *T. halli, T. montanus* y *T. marmoratus* son 2,21; 2,21 y 2,30 respectivamente. Los huevos tienen una marcada pigmentación oscura en el polo animal, excepto *T. montanus* cuyos huevos son blanco amarillentos; las larvas son grandes (entre 60 y 90 mm de longitud total) y de desarrollo lento (alrededor de un año; se desconoce el caso de *T. pefauri*); el tamaño de los individuos al completar la metamorfosis es mayor que 30 mm (*T. peruvianus* 31,2; *T. marmoratus* 31,0 y *T. pefauri* 33,7).

En *Alsodes* las hembras de todas las especies tienen tamaños corporales promedio similares (*A. nodosus* 63,8; *A. tumultuosus* 61,0; *A. barrioi* 61,5; *A. monticola* 63,0 y *A. vanzolinii* 51,9 mm). Los números promedios de oocitos ováricos fueron: *A. nodosus* 408; *A. tumultuosus* 276; *A. monticola* 264 y *A. vanzolinii* 134; todos son oocitos blanco amarillentos, de tamaño mediano (*A. nodosus* 2,43; *A. tumultuosus* 2,40 y *A. vanzolinii* 2,33 mm), que originan larvas grandes, de desarrollo lento (alrededor de un año). Los individuos recién metamorfoseados tienen un tamaño promedio grande (*A. nodosus* 21,8; *A. tumultuosus* 23,0 y *A. monticola* 24,0 mm). El tipo de puesta es una masa de huevos depositados al borde del agua, entre o bajo piedras o en cuevas al borde de arroyos.

En *Eupsophus,* dos especies (*E. roseus* y *E. migueli*) son muy similares en los parámetros que se analizan; una tercera especie (*E. vertebralis*) es de mayor tamaño (x 43.5 ; 41.0 y 57,1 mm de longitud corporal); los números promedios de huevos por puesta son 129, 69 y 232 y los tamaños promedio de huevos son 3,00 en *E. roseus* y 4,59 mm en *E. vertebralis.* Los huevos, de color blanco amarillento, son depositados en forma de racimos en sitios húmedos bajo piedras, troncos, y al interior de cuevas; de éstos se originan larvas pequeñas (menos de 20 mm de longitud total), depigmentados, que se alimentan de vitelo hasta etapas muy avanzadas de su desarrollo, que

TABLA 4

VALORES PROMEDIOS DEL TAMAÑO DE LA PUESTA, TAMAÑO DE LOS HUEVOS, DURACION DEL PERIODO LARVAL Y TAMAÑO AL ALCANZAR LA METAMORFOSIS EN NUEVE ESPECIES DE LEPTODACTYLIDAE

Especie	Longitud x, (mm)	tamaño puesta	tamaño oocitos, (mm)	período larval, (meses)	tamaño metamorfosis, (mm)
Eupsophus roseus	43,5	129	3,0	1	8
Insuetophrynus acarpicus	44,9	101	2,5	12	23
Hylorina sylvatica	65,0	480	2,0	12	21
Caudiverbera caudiverbera	124,0	2824	2,2	24	58
Batrachyla taeniata	37,1	380	2,1	2	8
Telmatobius marmoratus	58,6	961	2,3	12	32
Alsodes tumultuosus	61,0	276	2,4	12	22
Pleurodema thaul	42,0	688	1,6	3	12
Rhinoderma darwini	26,0	35	4,0	1,4	12

alcanzan la metamorfosis en menos de 90 días y dan origen a individuos recién metamorfoseados de tamaño pequeño (menor que 10 mm de longitud total).

En *Pleurodema* la información más completa corresponde a *P. thaul*; además de los datos de la Tabla 4 agregaremos que los huevos, muy pigmentados, son depositados en forma de masas de huevos que se adhieren a la vegetación acuática para mantenerse en la superficie; originan larvas de tamaño mediano (entre 20 y 60 mm de longitud total).

Las dos especies de *Rhinoderma* son indistinguibles en tamaño promedio de las hembras, de la puesta y de los huevos: forma y lugar de la postura (racimos de huevos depositados entre la vegetación húmeda), coloración de los huevos (blanco crema con leve pigmentación café en un área pequeña del polo animal). Característica exclusiva del género es que los machos cogen los embriones en etapas tempranas de su desarrollo, para ser incubados en una bolsa gutural ubicada ventralmente y que se abre al exterior a través de la boca. En *R. darwini* los embriones permanecen allí hasta la

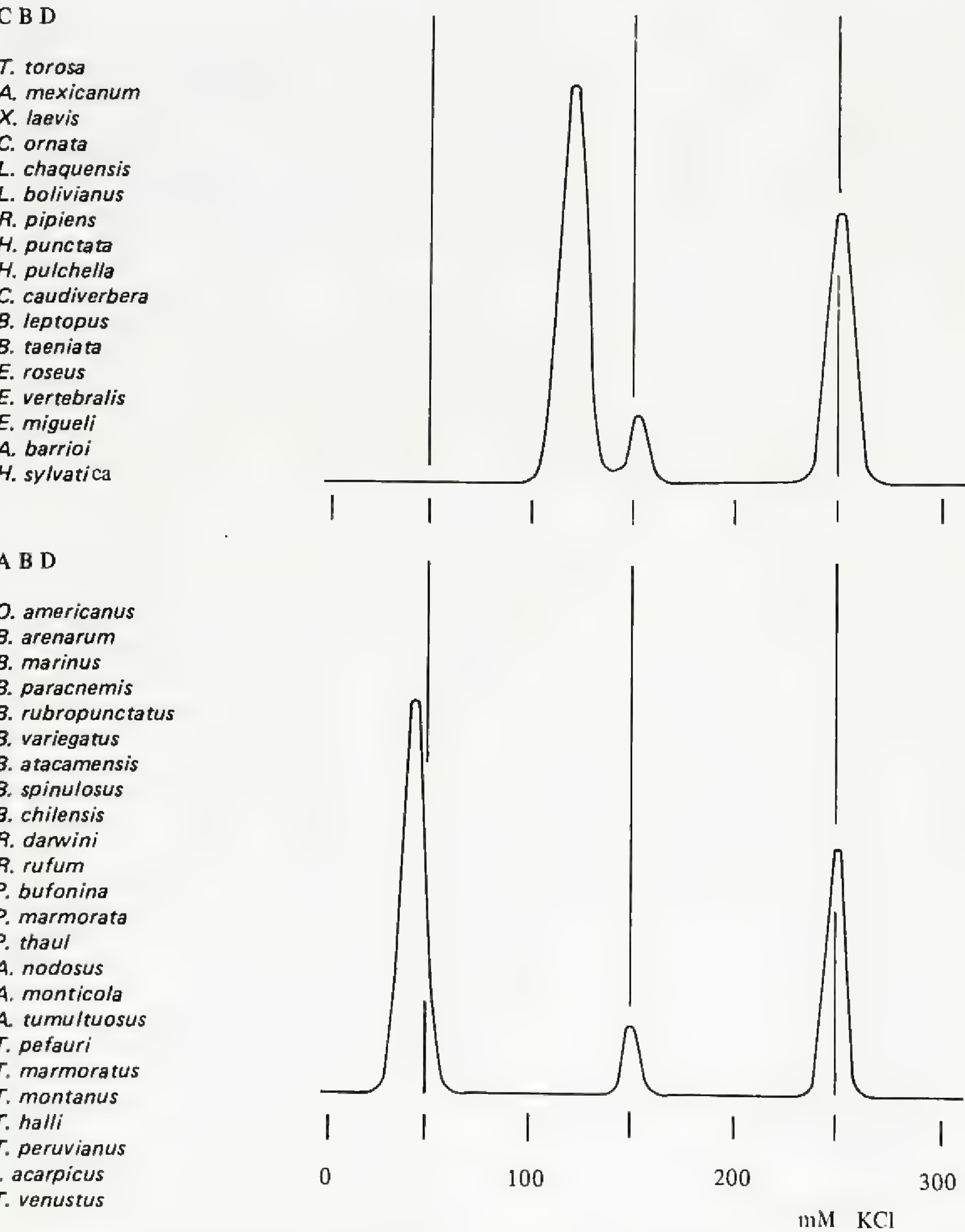


Fig. 2: Patrones cromatográficos de hexoquinasas en Amphibia.

metamorfosis completa, en un tiempo promedio de 34 días. En *R. rufum* el tiempo de incubación es menor (14 días) siendo las larvas devueltas al medio acuático donde completan su metamorfosis al cabo de unos 120 días (Formas 1979).

El análisis global de la información reproductiva permite observar que en la mayor parte de los géneros existen notorias similitudes intragenéricas, y que es posible una caracterización y distinción de patrones reproductivos a nivel de géneros. El patrón más común consiste en la postura de huevos y el desarrollo embrionario y larval en el agua, como en *Caudiverbera, Pleurodema, Alsodes, Telmatobius, Insuetophrynus* e *Hylorina*. Otros patrones pueden considerarse especializados; entre estos la postura de huevos en ambientes terrestres húmedos, desarrollo embrionario en ambientes húmedos o bolsas gulares y el desarrollo en bolsas gulares.

Hexoquinasas hepáticas.

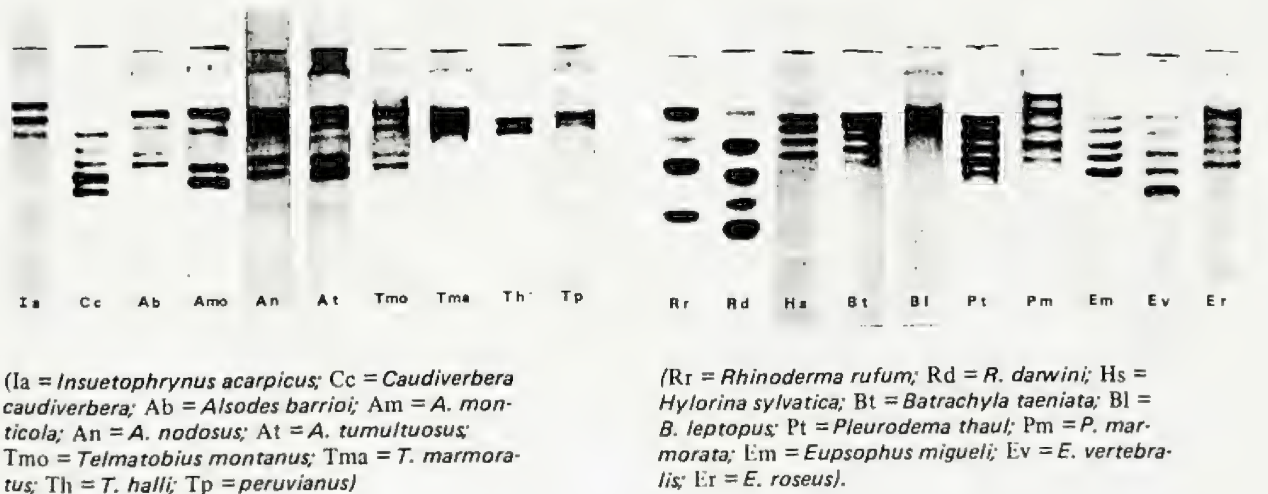
Los perfiles isoenzimáticos revelan que en todas las especies estudiadas se encuentran tres hexoquinasas que difieren en movilidad cromatográfica. Utilizando la nomenclatura propuesta por Ureta y col (1978), que identifica como A,B,C,D las cuatro hexoquinasas presentes en Vertebrados, las especies de *Caudiverbera, Batrachyla, Eupsophus* e *Hylorina* tienen un patrón isoenzimático de tipo C,B,D y las especies de *Telmatobius, Pleurodema, Rhinoderma, Insuetophrynus, Alsodes* y *Telmatobufo* un patrón isoenzimático de tipo A,B,D, con excepción de *Alsodes barrioi* que presenta isoenzimas C,B,D. La Figura 2, modificada de Ureta y col. (1978), incluye los anfibios a los cuales se ha estudiado este sistema isoenzimático, incluidas las especies estudiadas en este trabajo.

Lacto deshidrogenasa de cristalinos nos (L D H).

En la Figura 3 se reúnen fotografías tomadas a geles representativos de los ensayos electroforéticos realizados para 20 especies. La Figura 4 contiene los trazados densitográficos correspondientes. El número de isoenzimas encontrado varía entre dos y cinco y existen grandes diferencias en sus proporciones relativas en cada especie. Es útil destacar que prácticamente todas las especies analizadas pueden ser individualizadas por un patrón isoenzimático; también es factible realizar distinciones intergenéricas basados en estos patrones. Es particularmente importante notar la inequívoca distinción de *Caudiverbera,* de las especies de *Alsodes,* y la mayor similitud de *Telmatobius montanus* con las especies de *Alsodes* que con otros *Telmatobius.*

Polimorfismo bioquímico poblacional.

Los análisis electroforéticos de proteínas de especies representativas de seis géneros revelan que no existe ningún electromorfo presente en todos los géneros, que existen electromorfos propios de un solo género, y que existen electromorfos compartidos por



(Ia = *Insuetophrynus acarpicus;* Cc = *Caudiverbera caudiverbera;* Ab = *Alsodes barrioi;* Am = *A. monticola;* An = *A. nodosus;* At = *A. tumultuosus;* Tmo = *Telmatobius montanus;* Tma = *T. marmoratus;* Th = *T. halli;* Tp = *peruvianus)*

(Rr = *Rhinoderma rufum;* Rd = *R. darwini;* Hs = *Hylorina sylvatica;* Bt = *Batrachyla taeniata;* Bl = *B. leptopus;* Pt = *Pleurodema thaul;* Pm = *P. marmorata;* Em = *Eupsophus migueli;* Ev = *E. vertebralis;* Er = *E. roseus).*

Fig. 3: Lactato deshidrogenasas de cristalinos de veinte especies de *Leptodactylidae* de Chile.

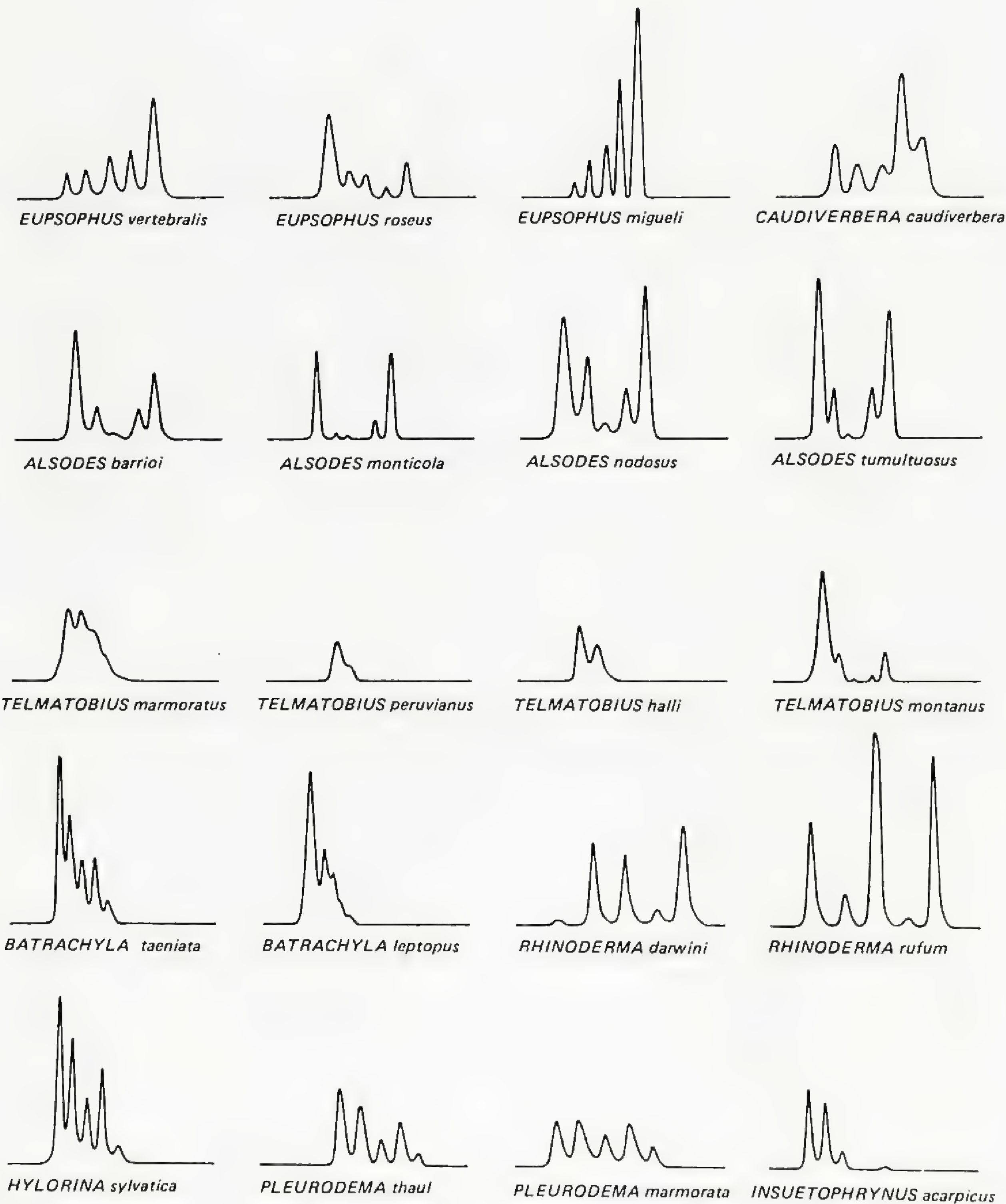


Fig. 4: Densitogramas de geles de Lactato deshidrogenasas de cristalinos de veinte especies de *Leptodactylidae* de Chile

algunos géneros de la muestra. La comparación entre *Eupsophus roseus* y *E. migueli* revela que la proporción de loci polimórficos es de 0,333 y 0,308, y la heterocigosis media 0,289 y 0,262 respectivamente. La Identidad genética se calculó para este mismo par de especies, que muestran polimorfismos alélicos muy similares, y para un conjunto de seis especies de distintos géneros. La identidad genética entre las dos especies de *Eupsophus,* incluyendo 25 proteínas, fue 0,9961 $\pm$ 0,0129 (ES = 0,007). Para el caso de la comparación intergenérica, los resultados se entregan en la Matriz de la Tabla 5 como distancias genéticas y en los fenogramas de la Figura 5. Utilizando dichos valores de distancias se obtuvieron estimaciones de la divergencia temporal utilizando la relación empírica propuesta por Vawter et. al., 1980, que una unidad de distancia genética equivale a alrededor de 19 millones de años de divergencia. De acuerdo a esto *C. caudiverbera* y *E. roseus* tienen una divergencia temporal de alrededor de 32 millones de años, y la menor divergencia corresponde al par *T. marmoratus-A. tumultuosus,* alrededor de 19 millones de años.

TABLA 5

DISTANCIAS GENETICAS ENTRE SEIS GENEROS DE LEPTODACTYLIDAE

	1	2	3	4	5	6
	Cc	Er	Ia	Pt	Tm	At
1		1.7020	2.2237	0.7836	2.2371	1.4898
2			2.1654	1.4236	2.1929	2.1958
3				2.1418	2.2180	1.5122
4					1.1278	0.8285
5						0.9956

	1	2	3	4	5
	Cc	Er	Ia	Tm	At
1		1.7020	2.2237	2.2371	1.4898
2			2.1654	2.1929	2.1958
3				2.2180	1.5122
4					0.9956

(Cc = *Caudiverbera caudiverbera;* Er = *Eupsophus roseus;* Ia = *Insuetophrynus acarpicus;* Pt = *Pleurodema thaul;* Tm = *Telmatobius marmoratus;* At = *Alsodes tumultuosus).*

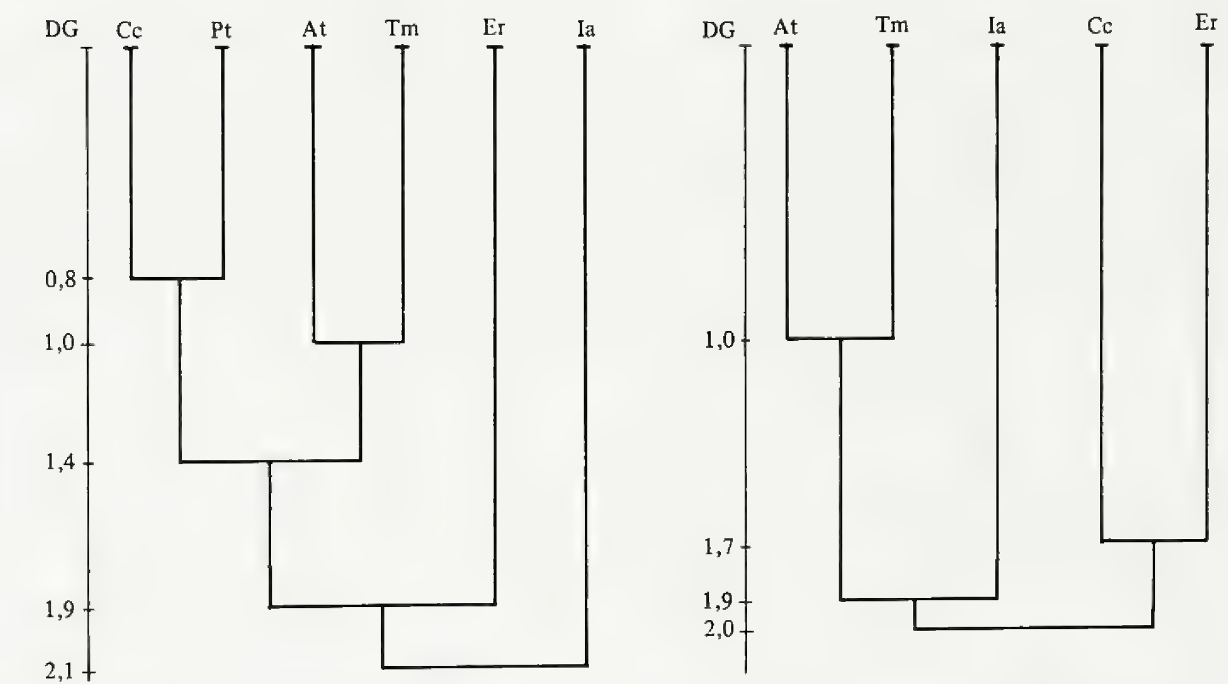


Fig. 5: Relaciones genéticas entre seis géneros de Leptodactylidae de Chile. (Cc = *Caudiverbera caudiverbera;* Pt = *Pleurodema thaul;* Er = *Eupsophus roseus;* At = *Alsodes tumultuosus;* Tm = *Telmatobius marmoratus;* Ia = *Insuetophrynus acarpicus).* DG = Distancia genética.

Análisis de caracteres y relaciones nes entre los taxa.

Para el análisis de los caracteres se han recopilado y aplicado a las especies en estudio, las proposiciones que respecto a evolución de caracteres de leptodactilidos han hecho Lynch (1971, 1973, 1978) y Heyer (1975). Se ha reunido así un conjunto de 12 caracteres considerados primitivos en Anfibios y que pueden aplicarse a las especies estudiadas:

I.- Cintura pectoral arcífera, estado ancestral respecto al estado de firmisternia.

II.- Larvas acuáticas, estado ancestral respecto a modalidades reproductivas que incluyen desarrollo larval fuera del agua (bolsas marsupiales, sacos vocales modificados).

III.- Ausencia de tubérculo metatarsal externo, estado ancestral respecto a la presencia de dicho tubérculo.

IV.- Tímpano visible, estado ancestral respecto a los estados de tímpano parcial o totalmente oculto o ausente.

V.- Presencia de callosidades córneas en los dedos de las manos, ancestral respecto a la carencia de tales callosidades.

VI.- Ausencia de formaciones córneas pectorales, ancestral respecto a la presencia de tales formaciones.

VII.- Presencia de membranas interdigitales en las patas, estado ancestral respecto a la ausencia de membranas o a la presencia de reborde membranoso en los dedos.

VIII.- Presencia de dientes vomerianos, ancestral respecto a su ausencia.

IX.- Presencia de una placa esternal cartilaginosa, sin xifisternum diferenciado, hendida o no en su extremo libre, ancestral respecto a esternón con deposiciones minerales, o esternón con xifisternum reconocible.

X.- Ausencia de glándulas externas, ancestral a la presencia de cualquier tipo de glándulas externas.

XI.- Falanges terminales de los dedos simples, ancestral respecto a falanges terminales expandidas en forma de T en su extremo distal.

XII.- Ano larval en posición media, ancestral respecto a la situación en que el ano se abre al lado derecho del cuerpo.

Asignando a la posesión del estado ancestral de cada carácter el valor 0 y al estado derivado el valor 1, se puede construir la Tabla 6, en la que además se ha agregado el carácter de la hexoquinasas hepáticas. En este caso se ha considerado ancestral la posesión de la hexoquinasas C,B,D y derivado la posesión de las hexoquinasas A,B,D. Esta es la información básica con que se ha confeccionado el esquema de relaciones filogenéticas de la Figura 6. En el Apéndice A se entrega una Clasificación Filogenética de los Leptolactylidae de Chile; en los Apéndices B y C se entregan Claves de Géneros elaboradas con la información morfológica de adultos y larvas.

TABLA 6

VALORES PARA LOS ESTADOS PRIMITIVOS Y DERIVADOS DE TRECE CARACTERES EN DIEZ GENEROS DE LEPTOLACTYLIDAE DE CHILE

CARACTER*	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	TOTAL
TELMATOBIUS	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	7
ALSODES	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	7
CAUDIVERBERA	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	2
INSUETOPHRYNUS	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	8
EUPSOPHUS	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	3
BATRACHYLA	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	5
HYLORINA	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	4
TELMATOBUFO	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	5
PLEURODEMA	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	6
RHINODERMA	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	7

* Ver RESULTADOS para identificación de los caracteres.

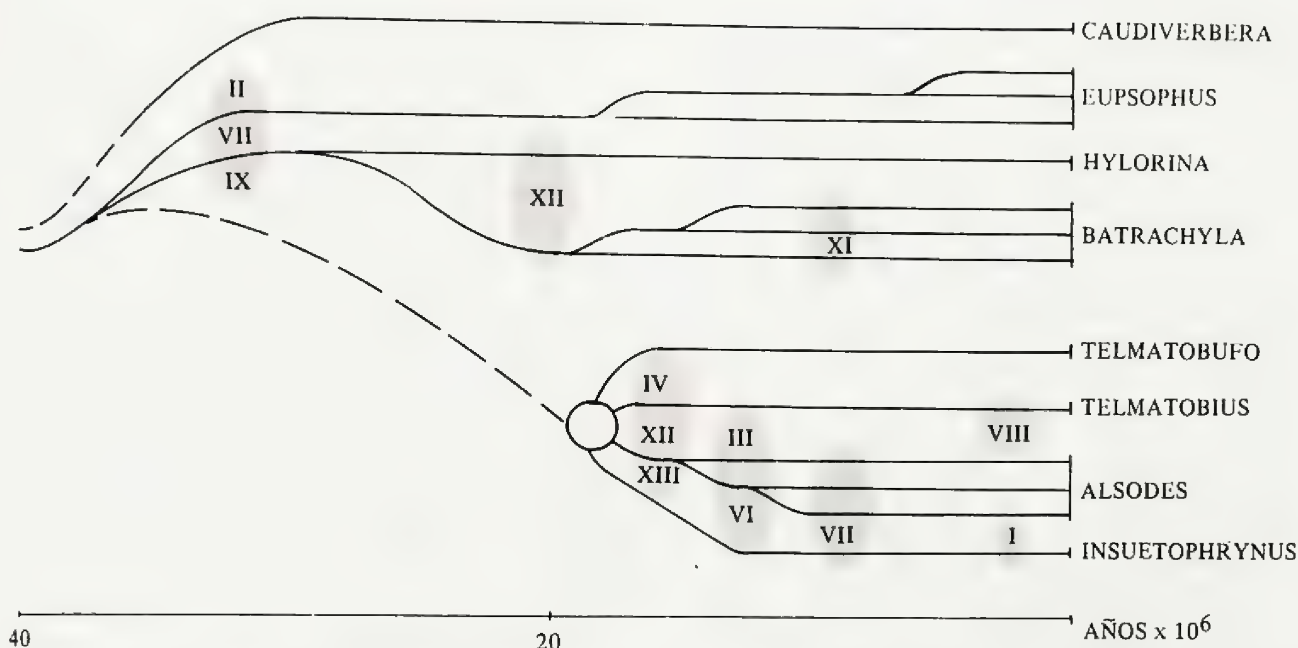


Fig. 6: Relaciones filogenéticas propuestas para los géneros de *Telmatobiinae* de Chile. Se indican los caracteres (números romanos; ver Resultados) que en las distintas líneas filéticas cambian de estado ancestral a derivado.

DISCUSION

El enfoque multidisciplinario aplicado en este estudio debe considerarse como un intento de incrementar las correlaciones de caracteres que ayuden a distinguir los taxa, con la posibilidad que algunos de estos nuevos caracteres adquiera un valor preponderante en la sistemática del grupo. En este sentido, el estudio de la morfología larval, de la ecología e historia vital de las especies y de los caracteres bioquímicos, son contribuciones potencialmente útiles al estudio sistemático de los anfibios chilenos, por cuanto ninguno de estos ha sido utilizado previamente para el conjunto de estas especies.

Tomando como base la publicación de Cei (1962), el número de especies de *Leptodactylidae* allí descritas es 17. Entre 1962 y 1982 se han descrito las siguientes especies nuevas: *Batrachyla antartandica* BARRIO 1967; *Insuetophrynus acarpicus* BARRIO 1970; *Telmatobufo australis* FORMAS 1972; *Alsodes vanzolinii* (DONOSO-BARROS) 1974; *Atelognathus grandisonae* (LYNCH 1975; *Telmatobius pefauri* VELOSO y TRUEB 1976; *Alsodes tumultuosus* VELOSO, ITURRA y GALLEGUILLOS 1978; *Eupsophus migueli* FORMAS 1978; *Alsodes barrioi* VELOSO, DIAZ, ITURRA y PENNA 1981, y *Telmatobius zapahuirensis* VELOSO, SALLABERRY, NAVARRO, ITURRA, VALENCIA, PENNA y DIAZ 1982. Dos especies descritas por Philippi e ignoradas en trabajos posteriores han sido revalidadas: *Rhinoderma rufum* (PHILIPPI) 1902, nueva combinación propuesta por Formas y col. (1975) para *Heminectes rufus* PHILIPPI 1902, y *Telmatobufo venustus* (PHILIPPI) 1899, nueva combinación propuesta por Formas y Veloso (1982) para *Bufo venustus* PHILIPPI 1899. Incluyendo además a *Alsodes monticola* BELL 1843 y *Telmatobius marmoratus* DUMERIL y BIBRON 1841, que no fueron consideradas por Cei (1962), componen la fauna de *Leptodactylidae* de Chile un total de 31 especies.

Distinción de las especies.

Del estudio fenético de la morfología de animales adultos es evidente que, aun cuando en algunos géneros como *Telmatobius, Alsodes,* y *Eupsophus* existe notable uniformidad en las características de las especies, es factible encontrar caracteres o combinaciones de caracteres que permiten un diagnóstico de cada una de ellas. Puede concluirse que el análisis fenético con el conjunto de caracteres morfológicos aquí reunidos es adecuado para realizar la distinción de las especies de leptodactílidos chilenos, y es una pauta que debería

aplicarse con éxito en la distinción de las especies que no pudieron ser incorporadas en este trabajo.

El par de especies más difícil de diagnosticar fue *Eupsophus roseus - E. migueli* que difieren en un solo carácter: la cabeza es más ancha que larga en la primera especie, en tanto que en la otra especie ambas dimensiones no son significativamente diferentes. *E. migueli* FORMAS 1978 fue descrita como especie endémica de Mehuin, localidad incluida en el área de distribución de *E. roseus;* el autor distingue ambas especies por el color diferente del iris y del vientre del cuerpo, el número fundamental de brazos cromosómicos, que sería 46 en *E. roseus* y 44 en *E. migueli,* y agrega que esta última especie sería la única especie chilena con xifisternum hendido. Las observaciones realizadas en este trabajo han mostrado un polimorfismo en la forma del xifisternum, y estudios cromosómicos de Iturra y Veloso (1981) y de Iturra (1983) revelan que también el cariotipo es polimórfico en *E. roseus* del Sur de Chile, incluyendo poblaciones de Mehuín. Estas observaciones ponen en duda algunos de los caracteres diferenciales entre ambas especies, situación que se discute más adelante.

En lo que se refiere a la morfología larval, todas las larvas consideradas en este trabajo corresponden al tipo larval IV de Orton (1953). De la inspección de la Matriz de caracteres larvales y de los análisis Factoriales, se constata que la distinción de las especies es más difícil que la realizada con los caracteres de animales adultos. A pesar de esto, la mayor parte de las especies pueden ser distinguibles, con la excepción de los pares *Eupsophus roseus-Eupsophus migueli* y *Batrachyla leptopus-Batrachyla antartandica,* en los que no se encontraron caracteres diferenciadores.

La contribución de los caracteres bioquímicos.

El esclarecimiento de las relaciones taxonómicas y evolutivas de los organismos ha recibido un aporte importante del estudio comparado de proteínas (Leone, 1964). Estudios de Bioquímica comparada, aplicando métodos y técnicas moleculares para esclarecer las relaciones entre los Anfibios Chilenos son escasos (Ureta y col., 1978; Díaz y Veloso, 1979) o abarcan un número reducido de estas especies (Cei, 1965, 1970; Formas y col., 1983; Maxon and Heyer, 1982). De los análisis realizados en este trabajo puede destacarse lo siguiente: descartando el sistema de hexoquinasas hepáticas por su escaso valor discriminativo al encontrarse sólo dos patrones distintos en 22 especies analizadas, un aporte significativo en la distinción de las especies se obtiene con el sistema de LDH de cristalinos. Se ha demostrado que la mayor parte de las 22 especies analizadas pueden distinguirse por las diferencias cualitativas y cuantitativas de esos patrones. En sólo seis especies se observaron polimorfismos isoenzimáticos; considerando los individuos con variantes isoenzimáticas en esas seis especies, el grado de polimorfismo de este sistema proteico fue menor que 20%. Vonwyl (1980) ha publicado un resultado similar a éste utilizando patrones electroforéticos de LDH; después de analizar 13 especies y subespecies de *Xenopus,* concluyó que cada especie posee un patrón electroforético distinto.

En conclusión, los estudios morfológicos de adultos y larvas, y los patrones isoenzimáticos de LDH de cristalinos permiten distinguir la mayor parte de las especies incorporadas en este estudio. La especie más difícil de reconocer como distinta es *Eupsophus migueli:* es difícilmente distinguible de la especie genotípica *E. roseus* por los caracteres de los adultos, incluyendo el hecho que el polimorfismo en la forma del xifisternum en ambas especies invalida este carácter como elemento diagnóstico; es además indistinguible en los análisis de morfología larval y patrones de LDH. Formas y col. (1983) realizaron un análisis discriminante con caracteres morfológicos utilizando 174 individuos de 4 especies de *Eupsophus,* incluidas las dos en discusión; la diferenciación morfológica, medida por la Distancia de Mahalanobis, ubica a este como el par de especies más próximas y significativamente divergentes de *E. vittatus* y *E. calcaratus;* en el análisis ocurren además individuos "mal clasificados" entre *E. roseus* y *E. migueli* pero no entre las otras dos especies. En ese mismo trabajo los autores analizaron también la diferenciación de alozimas en *Eupsophus,* obteniendo como resultado que *E. migueli* es la población menos polimórfica y con una heterocigosis media menor que en *E. roseus.* En este trabajo, analizadas 25 proteínas, ambas especies comparten 20 loci monomórficos, y la proporción de loci polimórficos y la heterocigosis media son menores en la población de *E. migueli.* Sin embargo, la similitud genética entre ambas especies fue superior al 99%; valor que puede utilizarse como argumento que ambas poblaciones podrían compartir un mismo acervo genético: *E. migueli* podría

considerarse una población local de *E. roseus.* Puesto que a partir de valores de distancia genética obtenidos del análisis electroforético de proteínas pueden estimarse tiempos de divergencia entre taxa, se han utilizado los valores de distancia genética entre estas dos especies, obtenidos en este trabajo y en el de Formas y col. (1983); se ha calculado que el tiempo de divergencia entre ambas sería un valor entre 0,4 x 10 E6 y 3,7 x 10 E6 años. Sin embargo, el antecedente más concluyente es el estudio realizado por Iturra (1983), que aporta una diferencia cualitativamente significativa, cual es que en la población de *E. migueli* existe un mecanismo de determinación cromosómica del sexo que representa un "avance evolutivo" respecto a lo que ocurre en *E. roseus,* en que el heteromorfismo de los cromosomas sexuales no es evidente. Sobre este antecedente y el dato de divergencia temporal recién mencionado, podría aceptarse que *E. migueli* corresponde a una especie incipiente, en estrecha relación genética con *E. roseus.*

Agrupación fenética de las especies.

La agrupación de las especies en géneros se ha hecho utilizando los resultados de los análisis Factoriales de correspondencias. En todos los análisis la posición de cada grupo de especies es netamente distinguible por su correlación a un determinado factor, y cuando más de un grupo de especies se asocian a un mismo factor son distinguibles por la magnitud y/o signo de los valores de correlación. Este tipo de análisis permite además seleccionar sobre bases cuantitativas los caracteres más importantes en la identificación de especies y géneros; en efecto, mediante el cálculo de las correlaciones entre caracteres y factores puede detectarse los caracteres que por su mayor correlación al factor al cual se asocia un grupo de especies inciden más significativamente en su distinción. Este tipo de análisis ha permitido seleccionar objetivamente los caracteres más significativos para elaborar las Claves de géneros que se entregan en los Apéndices B y C.

Un comentario particular en relación a la morfología humeral permite recordar que Lynch (1971, 1975) ha descrito la variación de las crestas humerales y sugerido su posible valor taxonómico en *Leptodactylus,* género que incluye unas 60 especies. Entre las especies analizadas en este trabajo, las crestas humerales sólo tienen un desarrollo notable en los machos de *Alsodes, Telmatobius* e *Insuetophrynus* y las variaciones sólo ocurren a nivel intergenérico. Por lo tanto, tenemos en estas estructuras óseas valiosos caracteres para el diagnóstico genérico al menos en estos tres casos.

Al revisar la posición genérica de *Telmatobius montanus* vemos que comparte con las especies de *Telmatobius* y *Alsodes* alrededor de 30 estados de caracteres; comparte sólo con especies de *Telmatobius* 4 estados de caracteres; y sólo con especies de *Alsodes* 9 estados de caracteres. Esto sugiere que la especie debe ser excluida de *Telmatobius,* considerándose como alternativas su inclusión en *Alsodes,* o su inclusión en un género nuevo, relacionado con *Alsodes* y *Telmatobius.*

El análisis de la información larval es también un aporte a la agrupación genérica y a distinguir los géneros por combinaciones de caracteres, los que pueden sumarse a los caracteres de adultos en la diagnosis genérica. En ambos sentidos lo más relevante y que constituye un aporte a la taxonomía de estos anuros es el aporte de los caracteres que se definen en el disco oral de las larvas. Respecto a la ubicación taxonómica de *T. montanus* el resultado de analizar la morfología larval es altamente coincidente con la información de adultos: la larva de *T. montanus* comparte simultáneamente 17 caracteres con larvas de *Alsodes* y *Telmatobius;* sólo 4 con larvas de *Alsodes,* y dos caracteres que la diferencian de ambos géneros.

Debe recordarse que la información reproductiva también corrobora una similitud de *T. montanus* con las especies de *Alsodes.* De este modo, considerando la información morfológica de adultos y larvas y de las características reproductivas, se ha optado por ubicar a *montanus* en el género *Alsodes,* revalidando la proposición de Gallardo (1970). La decisión debe considerarse transitoria hasta realizar una comparación de la especie con *Alsodes* de la República Argentina para definir sus afinidades. Como se verá, del resultado de los análisis filogenéticos se postula la existencia de una línea filogenética en la que podría ubicarse un género ancestral a *Alsodes* y/o *Telmatobius* y en el que *montanus* sería una de sus especies sobrevivientes.

Aporte de los caracteres moleculares.

En el sistema de LDH como se analizó, las especies muestran características cuali y cuantitativas que permiten agruparlas en conjuntos mayores. Por ejemplo, las isoenzimas de las especies de *Rhinoderma* difieren de las de otros géneros por movilidad y proporciones relativas; en *Batrachyla* y *Pleurodema* existe predominio de las isoenzimas electroforéticamente más lentas y ambos géneros se distinguen claramente de los restantes. Las especies de *Alsodes* comparten un predominio de las isoenzimas extremas, lo que también ocurre en *Telmatobius montanus,* aportando un nuevo elemento de similitud entre esta especie y *Alsodes.*

Como conclusión respecto a la distinción de los géneros y asignación de las especies a éstos se propone reconocer como distintos los 10 géneros que han estado involucrados en este estudio, incluido *Alsodes,* cuya validez ha sido objetada por algunos autores (Lynch, 1971). Los resultados también permiten confirmar la ubicación genérica de la mayor parte de las especies, con la sola excepción de *montanus,* que se asigna transitoriamente a *Alsodes.*

Divergencia temporal y ralaciones entre los taxa.

La transformación de los valores de distancia genética en tiempos de divergencia resultan más adecuados en la matriz que excluye a *Pleurodema thaul;* a partir de esa matriz la divergencia entre *Caudiverbera* y *E. roseus* es alrededor de 30 millones de años. *I. acarpicus* tiene una divergencia temprana de alrededor de 36 millones de años respecto al par *Alsodes tumultuosus-Telmatobius marmoratus;* este último par de especies tienen entre sí una divergencia de unos 19 millones de años. Estos tiempos de divergencia están en el orden de magnitud esperado de acuerdo a la información fósil conocida para estos leptodactilidos; en efecto, los únicos fósiles relacionados pertenecen a los géneros *Caudiverbera* y *Eupsophus* y se conocen del Eoceno-Oligoceno (alrededor de 37 millones de años atrás).

La escases de fósiles relacionados con esta fauna hace que cobre mucho valor el estudio de caractereres de las especies actuales para deducir su filogenia. Del análisis filogenético de caracteres morfológicos, resumido en la Tabla 6 se obtiene que *Caudiverbera* y *Eupsophus* son los géneros que reúnen la mayor cantidad de estados ancestrales de caracteres; sin embargo, no se propone agruparlos taxonómicamente puesto que no comparten ninguno de sus estados derivados. Respecto a *Caudiverbera,* cabe agregar además que Reig (1960) estudió en detalle su osteología notando numerosas particularidades que le hicieron proponer que ésta debería constituir una Subfamilia (Calyptocephalellinae) independientes. La antigüedad estimada para el género en este trabajo (más de 38 m.a.) es concordante con estimaciones de Maxson y Heyer (1982) a partir de distancias inmunológicas utilizando albúminas, según las cuales la antigüedad de *Caudiverbera* remontaría al Eoceno o aún al Cretácico tardío. Considerando el prolongado tiempo de su divergencia, se concluye aquí que este género constituye una línea filética independiente; por la uniformidad que confiere al resto de la Subfamilia su exclusión de Telmatobiinae, se optará por la proposición de Reig ya citada. La conclusión que el par de especies con menor divergencia temporal es *Alsodes tumultuosus - Telmatobius marmoratus* (19 millones de años) es también concordante con el precitado trabajo de Maxson y Heyer (1982) que propone que la especiación de *Telmatobius* es reciente, remontándose a un tiempo entre el Pleistoceno y el Mioceno (3 a 26 millones de años atrás).

Las relaciones de *Insuetophrynus* son difíciles de establecer; por las estimaciones temporales realizadas se ubicaría en niveles tempranos de divergencia, en tanto que al analizar los estados de caracteres morfológicos muestra nivel más reciente, compartiendo 7 estados derivados con *Alsodes.* Una forma de conciliar la discrepancia es considerar a *Insuetophrynus* derivado del mismo antecesor común que *Alsodes.*

La situación de *Pleurodema* también muestra contradicciones entre las estimaciones de tiempo de divergencia y sus afinidades en cuanto a caracteres morfológicos. En la literatura previa se ha citado afinidad del género con *Eupsophus* (Lynch 1971) o una situación intermedia entre Leptodactylinae y Telmatobiinae (Duellman y Veloso 1977). De los resultados de este trabajo no se concluyen relaciones estrechas con *Eupsophus* ni con ningún otro género de Talmatobiinae que pudieran justificar su origen en esta subfamilia.

Las relaciones de *Batrachyla, Hylorina, Telmatobufo y Rhinoderma,* que no pudieron incluirse en los análisis genético bioquímicos,

deben juzgarse por la información morfológica. Los dos primeros géneros comparten 12 de 13 estados de caracteres, 4 de ellos derivados. Respecto a *Hylorina* Heyer (1975) encontró que ninguno de los estados derivados conocidos para esta especie sugería su ubicación en la filogenia de los leptodactílidos; menciona que comparte 4 estados derivados de caracteres con *Batrachyla,* similar a lo encontrado en este trabajo en que sin embargo se han incluido caracteres distintos a los de ese autor. *Telmatobufo* comparte con los géneros precedentes sólo 7 estados de caracteres, sólo 2 derivados, lo que sugiere una línea evolutiva independiente. Por otra parte, comparte 9 estados de caracteres con *Alsodes* y *Telmatobius,* 4 de ellos derivados, lo que es concordante con información inmunológica de Cei (1970) señalando que el género tiene mayor afinidad con especies de *Telmatobius* y *Alsodes* que con *Caudiverbera,* reforzando la idea de separar *Caudiverbera,* en contraposición a la idea de Lynch (1978) que reúne este último género y *Telmatobufo* en la Tribu Calyptocephalellini.

Respecto a *Rhinoderma,* sus dos especies difieren en 3 estados de caracteres, de modo que se han considerado los que corresponden a *R. rufum,* que tiene mayor cantidad de estados ancestrales. Al recopilar las principales opiniones sobre relaciones y ubicación taxonómica del género, resumidas por Veloso y col. (1973), se encuentra que cuando no ha sido considerado una Familia independiente, ha sido incluido en diversas Subfamilias. De acuerdo a Lynch (1973), las alternativas más probables son su inclusión como Subfamilia de Leptodactylidae o su estatus como Familia Rhinodermatidae y el autor favorece la segunda alternativa. Si bien en la presente comparación *Rhinoderma* comparte más estados derivados de caracteres con *Alsodes, Telmatobufo, Insuetophrynus* y *Telmatobius* (4), que con *Caudiverbera, Eupsophus, Batrachyla* e *Hylorina* (1), no se propone modificar la referida proposición de Lynch (1973).

De los análisis realizados se proponen las relaciones que se ilustran en la Figura 6, en que se propone una escala temporal tomada de los cálculos de tiempo de divergencia a partir del análisis genético bioquímico. El esquema separa a los géneros *Caudiverbera, Eupsophus, Batrachyla* e *Hylorina,* los que se consideran de mayor antigüedad y constituyen la Tribu Alsodini. Particularmente los dos primeros géneros son los de mayor antigüedad entre los Telmatobiinae. Los *Telmatobufo, Telmatobius, Alsodes* e *Insuetophrynus,* constituyen una agrupación filética relacionada por un ancestro hipotético de origen más reciente, y forman la Tribu Telmatobiini. Lynch (1978) agrupó en esa Tribu a *Alsodes, Eupsophus, Hylorina, Insuetophrynus, Telmatobius,* y otros géneros.
La conclusión de separar Telmatobiini y Alsodini en la forma descrita en este trabajo implica reconocer una composición mixta de la fauna actual de Telmatobiinae chilenos. *Caudiverbera* y los géneros incluidos en la Tribu Alsodini serían remanentes de una antigua radiación de la que ya hay fósiles en el Oligoceno; éstos son géneros poco diversificados y los tres incluidos en Alsodini están restringidos al bosque de *Notophagus.* Estos 4 géneros se relacionan con propiedad con lo que Lynch (1978) denomina "telmatobinos inferiores"; en su relación con el resto de la Familia son importantes puesto que, de acuerdo a este mismo autor (1971), son representativos de un "tronco alsodino" que originaría a otros tres grupos de Leptodactylidae (Eleutherodactylini, Gripiscini y Elosiinae), que en conjunto incluyen 16 géneros y 460 especies. Es decir, estos Alsodini tienen una posición central en la Filogenia de la Familia, hoy extendida a toda la región Neotropical.

La Tribu Telmatobiini incluye al menos dos géneros más diversificados y de más amplia distribución: *Alsodes,* con 8 especies, algunas del bosque de *Notophagus* y otras de regiones costeras, del valle central y precordillera no boscosa en la zona central de Chile y regiones vecinas de Argentina. *Telmatobius,* con 25 especies de distribución andina desde el Ecuador hasta el Norte de Chile y Argentina. Ambos géneros son representativos de una diversificación más reciente de Telmatobinos más avanzados y con mayor versatilidad ecológica.

Aún cuando no es posible fijar las relaciones de origen de todos los géneros, los Telmatobiinae son un grupo aparentemente monofilético, a juzgar por las afinidades morfológicas y genéticas analizadas. En este trabajo se ha propuesto una Calsificación avalada en la Filogenia previa, basada en información morfológica, ecológica y molecular, con relaciones explícitas y factibles de ser evaluadas.

REFERENCIAS

AYALA, F.J. POWELL, M. TRACEY, C. MOURAD and S. PEREZ-SALAS. 1972. Enzyme variability in the *Drosophila willistoni* group. IV. Genetic variation in natural populations of *Drosophyla willistoni*. Genetics 70: 113-139.

BARRIO, A. 1967. *Batrachyla antartandica* n. sp. (Anura, Leptodactylidae). Descripción y estudio comparativo con la espe-genotípica, *Batrachyla leptopus* Bell. PHYSIS 27: 101-109.

BARRIO, A. 1970. *Insuetophrynus acarpicus*, un nuevo leptodactílido firmisternio secundario. (Amphibia, Anura). PHYSIS 30: 331-341.

CEI, J.M. 1962. Batracios de Chile. Ediciones de la Universidad de Chile. Santiago.

CEI, J.M. 1965. The relationships of some Ceratophryid and Leptodactylid as indicated by precipitin test. Herpetologica 20: 217-224.

CEI, J.M. 1970. La posición filética de Telmatobiinae, su discusión reciente y significado crítico de algunos inmunotest. Acta Zool. Lilloana. 27: 181-192.

DAVIS, B. 1964. Disc electrophoresis. II. Method and application to human serum proteins. Ann. N. York Acad. Sci. 121: 404-427.

DIAZ, N.F. y A. VELOSO. 1979. Sistemática y evolución de los Anfibios de Chile. Arch. Biol. Med. Exper. 12: 59-70.

DONOSO-BARROS, R. and J.M. CEI. 1962. The taxonomic position of three common Chilean frogs. Herpetológica 18: 195-203.

DONOSO-BARROS, R. 1974. Nuevos reptiles y Anfibios de Chile. Bol. Soc. Biol. Concepción 48: 217-229.

DUELLMAN, W. and A. VELOSO. 1977. Phylogeny of *Pleurodema* (Anura, Leptodactylidae): A Biogeographic model. Occas. Papers Mus. Nat. Hist. U. Kansas 64: 1-46.

FORMAS, J.R. 1972. A second species of Chilean frog genus *Telmatobufo* (Anura, Leptodactylidae). J. Hepetol. 6: 1-3.

FORMAS, J.R., E. PUGIN y B. JORQUERA. 1975. La identidad del batracio Chileno *Heminectes rufus* Philippi 1902. PHYSIS 34: 147-157.

FORMAS, J.R. 1978. A new species of leptodactylid frog *(Eupsophus)* from the coastal range in southern Chile. Stud. Neotr. Fauna and Env. 13: 1-9.

FORMAS, J.R. 1979. La herpetofauna de los bosques temperados de Sudamérica. En: The South american Herpetofauna: Its origin, evolution, and dispersal. W.E. Duellman (Ed). Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas Monograph 7: 341-370.

FORMAS, J.R. and A. VELOSO. 1982. Taxonomy of *Bufo venustus* Philippi 1899 (Ánura, Leptodactylidae) from central Chile. Proc. Biol. Soc. Wash. 95: 688-693.

FORMAS, J.R., M.I. VERA and S. LACRAMPE. 1983. Allozymic and morphological differentiation in the south american frog genus *Eupsophus*. Comp. Biochem. Physiol. 75B: 475-478.

GALLARDO, J.M. 1970. A propósito de los Telmatobiinae (Anura, Leptodactylidae) patagónicos. Neotrópica 16: 73-85.

GOSNER, K. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. Herpetológica 16: 183-190.

HEYER, R. 1975. A preliminary analysis of the intergeneric relationships of the frog Family Leptodactylidae. Smith. Contr. Zool. 199: 1-55.

ITURRA, P. and A. VELOSO, 1981. Evidence for heteromorphic sex chromosomes in male amphibians (Anura, Leptodactylidae). Cytogenet. Cell Genet. 31: 108-110.

ITURRA, P. 1983. Identificación de un sistema cromosómico de determinación del sexo XY/XX en anuros (Amphibia, Leptodactylidae). Tesis de Magister. U. de Chile. 93 págs.

LEBART. L. et J. FENELON. 1973. Statistique et Informatique appliquées. 2 Ed. DUNOD-Paris.

LEONE, C. (Ed). 1964. Taxonomic Biochemistry and Serology. The Ronald Press Co. N. York.

LYNCH, J.D. 1971. Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of leptodactylid frogs. Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist. 53: 1-238.

LYNCH, J.D. 1973. The transition from archaic to advanced frogs. En: Evolutionary Biology of the Anurans. J.L. Vial (Ed). Univ. Missouri Press. Columbia.

LYNCH, J.D. 1975. A new Chilean frog of the extraandean assemblage of *Telmatobius* (Amphibia, Leptodactylidae). Bull. South.Calif.Acad.Sci. 74: 160-161.

LYNCH, J.D. 1978. A re-assessment of the Telmatobiine leptodactylid frogs of Patagonia. Occas. Papers Mus. Nat. Hist. The Univ. Kansas 72: 1-57.

MAXSON, L. and R. HEYER. 1982. Leptodactylid frogs and the Brasilian shield: an old and continuing adaptive relationship. Biotrópica 14: 10-15.

NEI, M. 1972. Genetic distance between populations. Amer. Nat. 106: 283-292.

ORTON, G. 1953. The systematics of the vertebrate larvae. Syst. Zool. 2: 63-75.

PHILIPPI, R.A. 1902. Suplemento a los Batraquios Chilenos descritos en la Historia Física i Política de Don Claudio Gay. Imprenta E. Blanchard-Chesi. Santiago.

RADOJKOVIC, J., J.C. SLEBE y T. URETA. 1978. Un radioensayo para la reacción hexoquinasa. Arch. Biol. Med. Exper. 11: 73-76

REIG, O. 1960. Las relaciones genéricas del anuro Chileno *Calyptocephalella gayi* (Dum. y Bibr.). Actas y Trab. 1 Congreso Sudamericano de Zoología 4: 113-131.

SCHMIEL, C. and S. GUTTMAN. 1974. An electrophoretic analysis of the lens and muscle proteins of selected anurans. Amer. Nat. 91: 148-159.

SELANDER, R., M. SMITH, S. YANG, W. JOHNSON and B. GENTRY. 1971. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. I. Variation in the old field mouse *(Peromyscus polionotus)*. Stud. in Genet. VI. Univ. Texas Publ. 7103: 49-90.

SNEATH, P. and R. SOKAL. 1973. Numerical Taxonomy, the principles and practice on numerical classification. W.H. Freeman and Co. San Francisco.

TRUEB, L. 1973. Bones, frogs, and evolution. En: Evolutionary Biology of the Anurans. J.L. Vial (Ed). Univ. Missouri Press. Columbia: 65-132.

URETA, T., C. GONZALEZ, S. LILLO and H. NIEMEYER. 1971. Comparative studies on glucose phosphorylating isozymes of Vertebrates. I. The influence of fasting and the nature of the diet on liver glucokinase and hexokinases of rodents. Comp. Biochem. Physiol. 840: 71-80.

URETA, T., J. RADOJKOVIC, N. DIAZ, J.C. SLEBE and C. LOZANO. 1978. Comparative studies on glucose phosphorylating isozymes of Vertebrates. Identification and characterization of Amphibian liver hexokinases. Arch. Bioch. Bioph. 186: 235-247.

VAWTER, A., R. ROSEMBLATT and G. GORMAN. 1980. Genetic divergence among fishes of the easterns Pacific and the Caribbean: support for the molecular clock. Evolution **34**: 705-711.

VELOSO, A., N. DIAZ y R. GALLEGUILLOS. 1973. El cariotipo de **Rhinoderma darwini**. An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso 6: 57-61.

VELOSO, A. and L. TRUEB. 1976. Description of a new species of telmatobine frog, *Telmatobius* (Amphibia, Leptodactylidae), from the Andes of northern Chile. Occas. Papers Mus. Nat. Hist. The Univ. Kansas **62**: 1-10.

VELOSO, A., P. ITURRA y R. GALLEGUILLOS. 1978. Evidencias cromosómicas en el género *Alsodes* (Amphibia, Leptodactylidae) con la descripción de una nueva especie. PHYSIS C 38: 91-98.

VELOSO, A., N. DIAZ, P. ITURRA y M. PENNA. 1981. Descripción de una nueva especie de telmatobino del género *Alsodes* (Amphibia, Leptodactylidae) de la Cordillera de Nahuelbuta (Sur de Chile). Medio Ambiente 5: 72-77.

VELOSO, A., M. SALLABERRY, J. NAVARRO, P. ITURRA, J. VALENCIA, y N. DIAZ. 1982. Contribución sistemática al conocimiento de la herpetofauna del extremo Norte de Chile. En: Volumen de Síntesis. Proy. MABG UNEP-UNESCO 1105-77-01. I: 135-268.

VONWYL, E. and M. FISCHBERG. 1980. Lactate dehydrogenase isozymes in the genus *Xenopus:* species-specific patterns. The J. Exper. Zool. **211**: 281-290.

APENDICE A

CLASIFICACION DE LOS LEPTODACTILIDOS CHILENOS

Fam.	Leptodactylidae	
Subfam.	Calyptocephalellinae	Reig, 1960
Género	*Caudiverbera*	Laurenti, 1768
	C. Caudiverbera	(Linnaeus), 1758
Subfam.	Telmatobiinae	Fitzinger, 1843
Tribu Alsodini		
Género	*Batrachyla*	Bell, 1843
	B. Leptopus	Bell, 1843
	B. Taeniata	(Girard), 1854
	B. Antartandica	Barrio, 1967
Género	*Eupsophus*	Fitzinger, 1843
	E. Roseus	Dumeril y Bibrón, 1841
	E. Coppingeri	Gunther, 1881
	E. Vertebralis	Grandison, 1961
Género	*Hylorina*	Bell, 1843
	H. Sylvática	Bell, 1843
Tribu Telmatobiini		
Género	*Telmatobius*	Wiegmann, 1835
	T. Peruvianus	Wiegmann, 1835
	T. Marmoratus	Dumeril y Bibrón, 1841
	T. Laevis	Philippi, 1902
	T. Halli	Noble, 1938
	T. Pefauri	Veloso y Trueb, 1976
	T. Zapahuirensis	Veloso y col., 1982
Género	*Alsodes*	Bell, 1843
	A. Monticola	Bell, 1843
	A. Nodosus	(Dumeril y Bibrón), 1841
	A. Tumultuosus	Veloso y col., 1977
	A. Montanus	(Lataste), 1897
	A. Barrioi	Veloso y col., 1981
	A. Vanzolinii	(Donoso-Barros), 1974

GENERO	*Insuetophrynus*	Barrio, 1970
	I. Acarpicus	Barrio, 1970
GENERO	*Telmatobufo*	Schmidt, 1952
	T. Bullocki	Schmidt, 1952
	T. Venustus	(Philippi), 1899
	T. Australis	Formas, 1972
GENERO	*Atelognathus*	Lynch, 1975
	A. Grandisonae	(Lynch), 1975
SUBFAM.	Leptodactylinae	Berg, 1896
GENERO	*Pleurodema*	Tschudi, 1838
	P. Thaul	(Lesson), 1826
	P. Marmorata	Dumeril y Bibrón, 1841
	P. Bufonina	Bell, 1843

APENDICE B

CLAVES PARA LOS GENEROS DE LEPTODACTYLIDAE DE CHILE

(Basada en caracteres de animales adultos y considerando a *montanus* como una especie de *Alsodes).*

1. Extremo cefálico sin apéndice rostral; arcíferos o firmisternios; con callosidades córneas en las extremidades anteriores y/o región pectoral; con dimorfismo sexual evidente 2

Extremo cefálico agudo, terminado en un apéndice rostral; firmisternios; sin callosidades córneas en las extremidades anteriores ni en la región pectoral; sin dimorfismo sexual evidente. . . . . *Rhinoderma.*

2. Tamaño mediano o pequeño; extremidades anteriores con tubérculos subarticulares y metacarpales; cráneo poco osificado; piel dorsal de la cabeza poco adherida al cráneo 3

Tamaño grande; extremidades anteriores sin tubérculos palmares; cráneo muy osificado; piel dorsal de la cabeza fuertemente adherida al cráneo . . . . *Caudiverbera.*

3. Tamaño mediano o pequeño; sin glándulas parótidas; sin glándulas dorsales; con tubérculos subarticulares en las patas; con tubérculos metatarsales interno y externo 4

Tamaño mediano; un par de glándulas parótidas en la región posterior de la cabeza; numerosas glándulas circulares u ovoides, prominentes, en el dorso del cuerpo; tubérculos subarticulares de las patas ausentes; sin tubérculo metatarsal externo . . . . *Telmatobufo.*

4. Con o sin cantus rostral; con dientes vomerianos; sin membranas interdigitales; menos que cinco crestas humerales; callosidades córneas pectorales ausentes o presentes en forma de placas circulares bilaterales. 5

Sin cantus rostral; sin dientes vomerianos; con membranas interdigitales en las patas; con cinco crestas humerales; callosidades córneas pectorales en forma de una franja transversal . . . . *Telmatobius.*

5. Ojos prominentes, en posición media de la cabeza en sentido antero-posterior; narinas equidistantes del hocico y de los ojos; menos que cuatro crestas humerales; arcíferos: xifisternum más largo que ancho; sólo los machos tienen callosidades córneas 6

Ojos muy prominentes y en posición muy anterior; narinas más cerca de los ojos que de la punta del hocico; cuatro crestas humerales; firmisternios: xifisternum tan largo como ancho; machos y hembras con callosidades córneas en los dedos de las manos y en la región pectoral. . . . . *Insuetophrynus.*

6. Extremidades anteriores de los machos delgadas; sin crestas humerales desarrolladas; xifisternum no hendido; callosidades córneas en el primer dedo de las manos; sin placas córneas pectorales; huevos grandes o pequeños, pigmentados o no 7

Extremidades anteriores de los machos robustas; tres crestas humerales; xifisternum hendido; callosidades en el primer y segundo dedos de las manos y placas en las regiones pectorales; huevos de tamaño mediano, poco pigmentados . . . . *Alsodes.*

7. Area del tímpano visible externamente; sin glándulas lumbares; sin dimorfismo de color entre machos y hembras; más de 22 cromosomas 8

Area del tímpano no visible externamente; un par de glándulas lumbares ovoídeas y prominentes; machos con pigmentación oscura en la región gular; 22 cromosomas. . . . . *Pleurodema.*

8. Cabeza tan larga como ancha o más ancha que larga; extremo cefálico abrupto en vista lateral; coanas circulares 9

Cabeza más larga que ancha; extremo cefálico agudo en vista lateral; coanas ovales . . . . *Hylorina.*

9. Con pliegue tarsal; epicoracoides derecho sobre el izquierdo en vista ventral; falanges terminales de los dedos dilatados en su extremo libre; 26 cromosomas . . . . *Batrachyla.*

Sin pliegue tarsal; epicoracoides izquierdo sobre el derecho en vista ventral; falanges terminales de los dedos no dilatadas en su extremo libre; 28 ó 30 cromosomas. . . . . *Eupsophus.*

APENDICE C

CLAVE PARA LOS GENEROS DE LEPTODACTYLIDAE DE CHILE
(Según los caracteres de larvas entre los estados 30-35 de Gosner, 1960).

1. Larvas con aletas caudales completas; tamaño del disco oral grande, mediano o pequeño (ancho menor que 2/3 del ancho máximo del cuerpo); con 0,1 ó 2 corridas de papilas en el labio inferior; sin corridas de papilas en el labio superior 2

Larvas con aletas caudales restringidas al tercio posterior de la cola; tamaño del disco oral muy grande (ancho mayor que 2/3 del ancho máximo del cuerpo); con más de dos corridas de papilas en los labios superior e inferior . . . . *Telmatobufo.*

2. Dientecillos córneos ausentes o presentes; cuando existen, la 1a. corrida se ubica en el labio superior; base de la cola delgada; tubo espiracular en la región media del costado izquierdo del cuerpo 3

Dientecillos córneos presentes, la 1a. corrida ubicada en el borde anterior del disco oral; base de la cola gruesa; tubo espiracular en posición anterior . . . . *Insuetophrynus.*

3. Dientecillos córneos ausentes o presentes; cuando están presentes se distribuyen según la fórmula 1, 2/2, 1, 1; larvas pigmentadas. 4

Dientecillos córneos presentes, distribuidos según la fórmula 1, 2/2, 1; larvas depigmentadas . . . . *Eupsophus.*

4. Disco oral sin papilas en el labio inferior 5

Disco oral con papilas en labio inferior. 9

5. Tamaño larval grande, mediano o pequeño (menores que 90 mm de longitud total); sin tubo anal . . . . . *Caudiverbera.*

6. Papilas laterales de los labios ausentes o presentes en ambos labios, en el último caso incluyendo las zonas comisurales 7

Papilas laterales de los labios sólo en el labio superior . . . . *Pleurodema.*

7. Tamaño larval mediano o pequeño (hasta 60 mm de longitud total); tamaño del disco oral mediano o pequeño (ancho entre 1/3 y 1/2 del ancho máximo del cuerpo); aletas caudales de altura similar 8

Tamaño larval grande (entre 60 y 90 mm de longitud total); tamaño del disco oral mediano (ligeramente menor que 1/2 del ancho máximo del cuerpo); aleta dorsal más alta que la ventral . . . . *Telmatobius.*

8. Tamaño larval mediano o pequeño; tamaño del disco oral mediano o pequeño; sin tubo espiracular o con tubo espiracular al medio del costado izquierdo del cuerpo . . . . *Rhinoderma.*

Tamaño larval mediano (20 - 60 mm de longitud total); tamaño del disco oral pequeño (ancho alrededor de 1/3 del ancho máximo del cuerpo); tubo espiracular en posición medio ventral al costado izquierdo del cuerpo . . . . *Batrachyla.*

9. Tamaño larval grande; tamaño del disco oral grande (ancho ligeramente mayor que 1/2 del ancho máximo del cuerpo . . . . *Alsodes.*

Tamaño larval mediano; tamaño del disco oral mediano. . . . . *Hylorina.*

SIMPOSIOS

Simposio ECOLOGIA EXPERIMENTAL. CONSIDERACIONES FILOSOFICAS Y METODOLOGICAS.

Coordinación Doris I. Soto

Relatores Stuart Hurlbert: Evaluación de la evidencia estadística.

David Pearson: Ecología de asociaciones de especies de escarabajos tigre *(Coleoptera, Cicindelidae)*: la necesidad de la experimentación.

Carlos Moreno: Patrones y procesos en el intermareal rocoso: valor y limitaciones de las manipulaciones experimentales.

Doris Soto: Experimentación en microcosmos de agua dulce.

Simposio DINAMICA POBLACIONAL DE RECURSOS ACUATICOS.

Coordinación J. Carlos Castilla

Relatores Gerard Conan: Dinámica poblacional, pesquería y manejo de crustáceos, con especial referencia a *Jasus frontalis,* la langosta de Juan Fernández.

James Geaghan: Dinámica poblacional del recurso "loco", *Concholepas concholepas*, en Chile Central.

Patricio Barría: Estimación de parámetros poblacionales en peces pelágicos, caso de *Sardinops sagax*.

Simposio ZOOGEOGRAFIA NEOTROPICAL.

Coordinación Hugo Campos

Relatores Abraham Willink: Zoogeografía de los insectos tropicales, con especial énfasis en el cono sur.

Wolgang Vilwock: Comentarios críticos sobre el status taxonómico del género *Orestias* y su especiación.

James Patton: Patrones de distribución y especiación de la fauna de mamíferos de los bosques nublados andinos del Perú.

Ernst Fitkau: Conocimiento actual sobre la colonización de la región tropical sudamericana por insectos acuáticos y su historia evolutiva, con especial referencia a los quirinómidos.

Nelson Papavero: Biogeografía Latinoamericana.

An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso, 17: 87 - 94, 1986

PATRONES DE DISTRIBUCION Y ESPECIACION DE FAUNA DE MAMIFEROS DE LOS BOSQUES NUBLADOS ANDINOS DEL PERU

JAMES L. PATTON *

Durante los últimos veinte años, dos tendencias dominantes han caracterizado el estudio de la zoogeografía. La primera ha sido el reconocimiento de que los patrones de endemismo y distribución de las especies actuales son más el resultado de sucesos vicariantes que de dispersión, centralizándose estos eventos en los ciclos glaciales del Pleistoceno, los interglaciales o los ciclos pluviales e interpluviales. La segunda ha sido la integración de la sistemática cladística con la biogeografía vicariante para elucidar las historias comunes en el desarrollo de la biota de ciertas regiones particulares del mundo. En ninguna parte ha sido esta combinación de enfoques mejor desarrollada que para la región Neotropical; por cierto, se puede decir que el área de mayor énfasis para esta visión combinada ha sido el estudio de la flora y fauna de la cuenca del Amazonas y sus áreas geográficas relacionadas (Prance 1982).

A pesar de este enfoque, y de la clara probabilidad de que los cambios cíclicos del clima durante el Pleistoceno tuvieron gran impacto sobre la diversidad biótica y los patrones de distribución, la reconstrucción de la historia vicariante de la fauna y flora sudamericanas ha sido extremadamente difícil. Por un lado, los argumentos teóricos han proporcionado alternativas a un modelo de refugio vicariante que debe ser probado (Endler 1982 a, b). Por otro lado, una hipótesis vicariante se apoya, en definitiva, en evidencia geofísica documentada, evidencia que a menudo falta para la mayoría de las áreas de interés. Sin embargo, aunque un suceso vicariante esté bien documentado, su efecto en la fauna puede ser variado. Los organismos afectados pueden haber tenido historias separadas o antes o después del suceso. Este problema puede ser ilustrado con los datos presentados en Busak (1986), quien examinó el grado de diferenciación genética entre pares de taxones de anfibios y reptiles a ambos lados del Estrecho de Gibraltar, en España y Marruecos. La formacion geológica del Estrecho entre 5.5 y 7.0 millones de años atrás representa un suceso vicariante específico que separó efectivamente la fauna de la región en dos "refugios", uno en la Península Ibérica y el otro en Africa del Norte. Las herpetofaunas que hoy caracterizan estas dos áreas muestran, sin embargo, grados muy distintos de divergencia evolutiva, según lo indican las distancias genéticas entre taxones pares examinados por electroferesis de proteínas. Por ejemplo, Bisack (1986) encontró que la distancia genética de Nei varía en casi un orden de magnitud, desde 0.0 hasta 0.9. La explicación más simple de diferenciación es que el episodio principal de divergencia para ciertos taxones, como la rana Pelobates ocurrió antes del desarrollo del Estrecho, mientras que para otros, como la tortuga Mauremys este suceso no ha tenido impacto alguno en la diferenciación genética. Datos similares pueden ser encontrados para grupos seleccionados de la cuenca amazónica. Por ejemplo, pares de especies de sapos leptodactilidos evidentemente son mucho más antiguos que el Pleistoceno. Por tanto, mientras que los sucesos vicariantes de esa antiguedad podrían ser responsables de los actuales patrones de distribución, estos no pueden constituir las bases de la diversificación de especies (Hayer y Maxon 1982).

En este trabajo deseo presentar un análisis de los patrones de distribución y diversificación de los pequeños mamíferos que habitan en los bosques biológicamente diversos de la ladera oriental de los Andes. El mismo estará centrado en áreas del sudeste del Perú, ya que es aquí donde he concentrado mi trabajo de campo.

Muchos de los análisis son todavía preliminares. Aún más, la fauna es poco conocida sistemáticamente; incluso los simples límites de distribución latitudinal o altitudinal de las especies son inadecuadamente conocidas para la mayoría de los taxa. Nuestros estudios han enfatizado el grado de concordancia entre los patrones de distribución de las especies y sus modos de divergencia filética.

Museum of Vertebrate Zoology. University of California. Berkeley, CA 94720. U.S.A.
* Presentado por: Oliver Pearson

MODOS DE ESPECIACION Y PATRONES GEOGRAFICOS DE DIVERGENCIA FILETICA

Las áreas de endemismo han sido definidas para los bosques Andinos en base a aves (Cracraft 1985) (Fig. 2) y mariposas (Lamas 1982). Dichos centros de endemismo han sido considerados a menudo como representativos de antiguas áreas de refugio producidas por cambios climático- vegetacionales del Pleistoceno, aún cuando los sucesos vicariantes específicos no hayan sido documentados, detallando las fechas y las áreas exactas involucradas.

La aproximación tomada en mis estudios ha consistido más en un examen de los modos de especiación inferidos que en la construcción de modelos de refugio directamente de los datos existentes de distribución. La razón para hacer esto es que la divergencia evolutiva resultante de un determinado modelo de especiación predice un conjunto específico de relaciones filéticas que son diferentes de aquéllas resultantes de otros modos de especiación. Se pueden, por lo tanto, usar los patrones filéticos para reconstruir los modos de especiación, y usar éstos para inferir la historia biogeográfica de cualquier grupo de organismos. Dos modos de especiación han sido enfatizados en los estudios de diversificación faunística en los bosques tropicales; el modelo de refugios vicariantes (Haffer, 1969) y el modelo de gradiente (Endler 1977, 1982a, b). El modelo vicariante es, por definición, uno de especiación alopátrida; el modelo de gradiente es de diferenciación parapátrida. Las diferencias en la secuencia histórica de divergencia poblacional y los patrones filéticos resultantes entre estos dos modelos se presentan en la Figura 1. Aunque muy simplificado, este diagrama recoge tanto la naturaleza vertical de las especies a lo largo de gradientes altitudinales dentro de sistemas de cuencas aisladas y las distribuciones latitudinales entre diferentes sistemas de cuencas.

Las suposiciones de un modelo de especiación de refugio, o vicariante (Fig. 1a) son que la especie ancestral es relativamente homogénea y esparcida, y que el suceso vicariante divide tal ámbito ancestral en partes separadas geográficamente. La divergencia ocurre así en alopatría y los nuevos taxones formados pueden reunirse subsecuentemente a lo largo de zonas de contacto secundario. Este patrón de divergencia predice que taxa adyacentes de la misma altitud deberían ser más cercanamente emparentados entre sí que taxa adyacentes de diferentes altitudes. Esto es, en la Fig. 1a los taxa A y A' serán más relacionados entre sí, como lo serán B y B'.

En el modelo de especiación parapátrida (Fig. 1b), la especie ancestral está ampliamente distribuida o tiene gran capacidad de dispersión, de modo que las poblaciones llegarán a estar distribuídas en una extensa gama de ambientes. Estos ambientes proveen un gradiente de presiones de selección lo suficientemente fuerte como para producir divergencia in situ; es decir, divergencia entre poblaciones que permanecen en contacto físico. Las relaciones filéticas predecibles bajo este modelo son, sin embargo, completamente distintas de aquéllas del modelo alopátrido; en este caso, los taxa ancestrales A y A' no son mutuamente los parientes más cercanos, sino que lo son individualmente de cada una de las poblaciones derivadas, B y B'.

Una distinción entre estos dos modos de especiación para un grupo particular de organismos puede, por lo tanto, proporcionar una prueba independiente de la probabilidad de sucesos vicariantes, basada en los patrones de distribución actuales. Para una discusión más completa de las suposiciones y predicciones de estos modelos, ver Creighton (1985). La fauna de pequeños mamíferos de las laderas orientales de los Andes proporciona una oportunidad excepcional para examinar la validez de estos dos modelos de especiación y, por lo tanto, para comprender la importancia de los eventos vicariantes en la producción histórica de los patrones de diversidad y endemismo. En primer lugar, las laderas de los Andes ofrecen un gradiente ecológico extremo, con elevaciones que fluctúan entre más de 4.000 metros y menos de 500 metros en distancias horizontales muy cortas. Esta área provee así un set óptimo de condiciones para que el modelo de gradientes sea eficaz. Similarmente, ya que las laderas orientales están cortadas profundamente por numerosos sistemas fluviales, los valles individuales representan refugios históricos potenciales. Segundo, los mamíferos terrestres pequeños tienen capacidades limitadas de dispersión, en contraste con pájaros o murciélagos, de manera que los actuales patrones de distribución y diferenciación están menos propensos a ser confundidos por dispersión de grandes distancias.

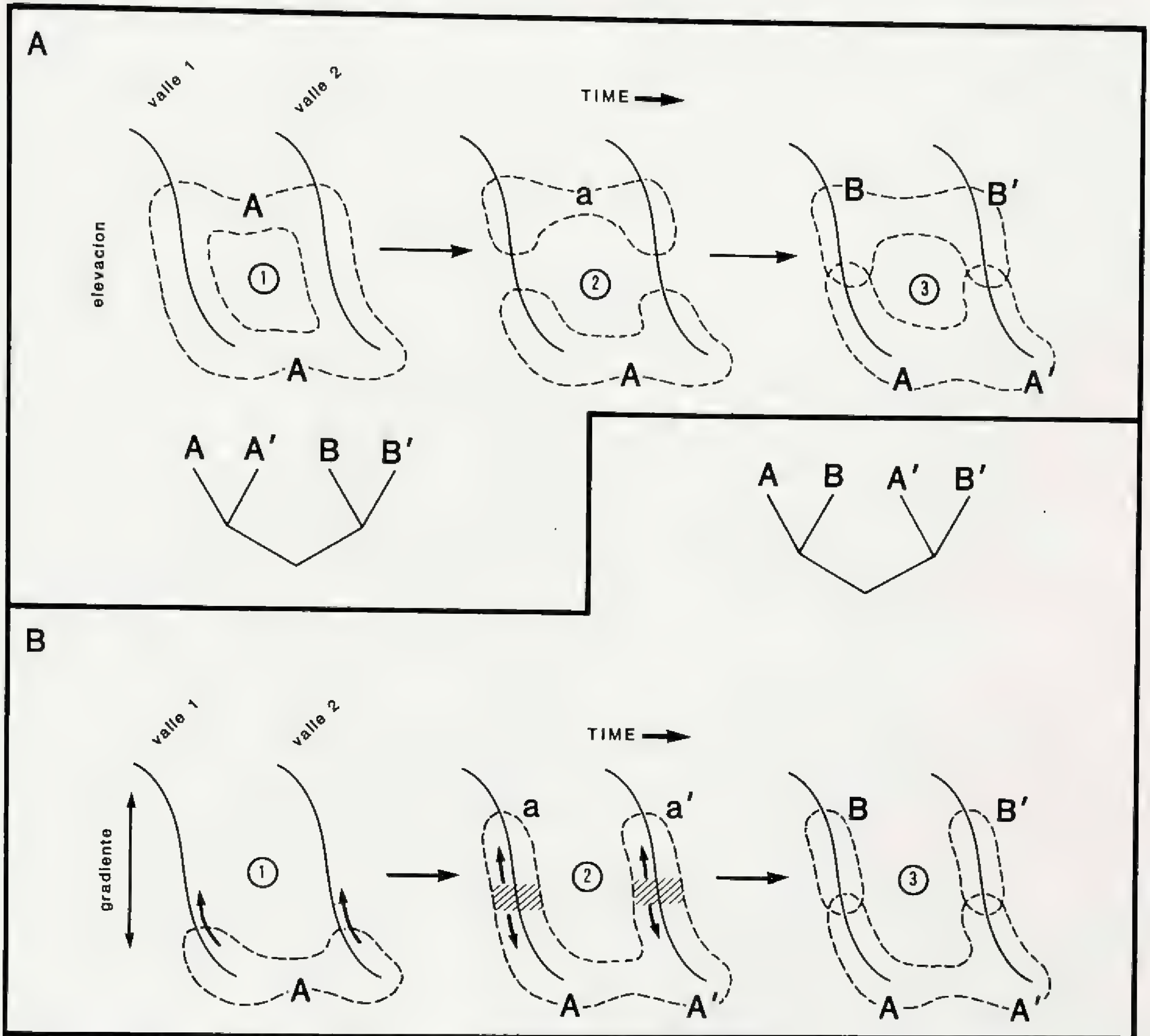


Fig. 1. Representación diagramática de los patrones secuenciales de diferenciación entre poblaciones de una especie ancestral que diverge por (a) el modelo de refugio vicariante, o especiación alopátrida, y por (b) el modelo de gradiente, o especiación parapátrida. El tiempo está en el eje horizontal, y el gradiente altitudinal en el eje vertical. Se indica la distribución de poblaciones a través de dos valles fluviales adyacentes. Los cladogramas despliegan las relaciones filogenéticas predecibles entre taxa presentes que han especiado por medio de estos dos modos.

PATRONES DE DISTRIBUCION ALTITUDINAL

Una visión general de la distribución altitudinal y ecológica de los pequeños mamíferos terrestres de las laderas orientales de los Andes se presenta en la Figura 2. Sólo están considerados los roedores de la familia Cricetidae (subfamilia Sigmodontinae); estos son los elementos dominantes de la fauna mamífera y son el grupo más diverso a niveles genérico y específico. Se resumen los datos para intervalos altitudinales y la presencia de especies en varios valles fluviales diferentes del sudeste de Perú, en los departamentos del Cusco y Puno. La distribución vertical de los tipos de vegetación está basada en los estudios de Terborgh en la Cordillera Vilcabamba (Terborgh 1971; Weske 1972). Esta fauna de roedores consiste en unas 35 especies, claramente divisibles en cuatro grandes grupos taxonómicos (ver Hershkovitz 1962), y que tiene las siguientes características de distribución:

(1) la diversidad de especies es mayor tanto en las elevaciones más altas como en las

más bajas; alrededor de 13 especies pueden ser colectadas en una única localidad de los pastizales de puna a gran altura, y cerca de 10 especies conviven en el bosque de tierras bajas o selva pluvial de baja altura. La diversidad a lo largo de las laderas andinas boscosas es menor, con usualmente no más de seis especies simpátridas en una zona vegetacional o altitudinal determinada.

(2) los roedores filotinos están restringidos a las posturas de puna en las elevaciones más altas; ninguna especie de este grupo se extiende a las regiones boscosas más altas;

(3) la pluviselva de tierras bajas se caracteriza principalmente por especies del grupo oryzomino;

(4) el grupo thomasomino de especies está esencialmente restringido a los bosques de elevación intermedia (bosques enano, de neblina, o montano). La mayoría de las especies de este grupo tienen franjas altitudinales muy estrechas, con excepción de *T. aureus*

(5) varios géneros comprenden complejos de especies que son contiguamente alopátridos a lo largo de un gradiente altitudinal y ecológico. De particular interés aquí son: (a) *Akodon boliviensis* y *Akodon torques* o *Microxus mimus* y *Akodon aerosus;* (b) *Oxymycterus paramensis,* sp. nova, e *inca*; (c) *Oryzomys levipes* y *keaysi* del complejo *albigularis;* y (d) *Thomasomys oreas* y *notatus.* Estos conjuntos de especies definen dos zonas de distribución a lo largo de las laderas boscosas, una que coincide principalmente con las zonas de bosque enano y de neblina (entre 3.500 y 1800 m.) y otro que coincide con la zona de bosque montano (entre 1800 y 800 m. aproximadamente).

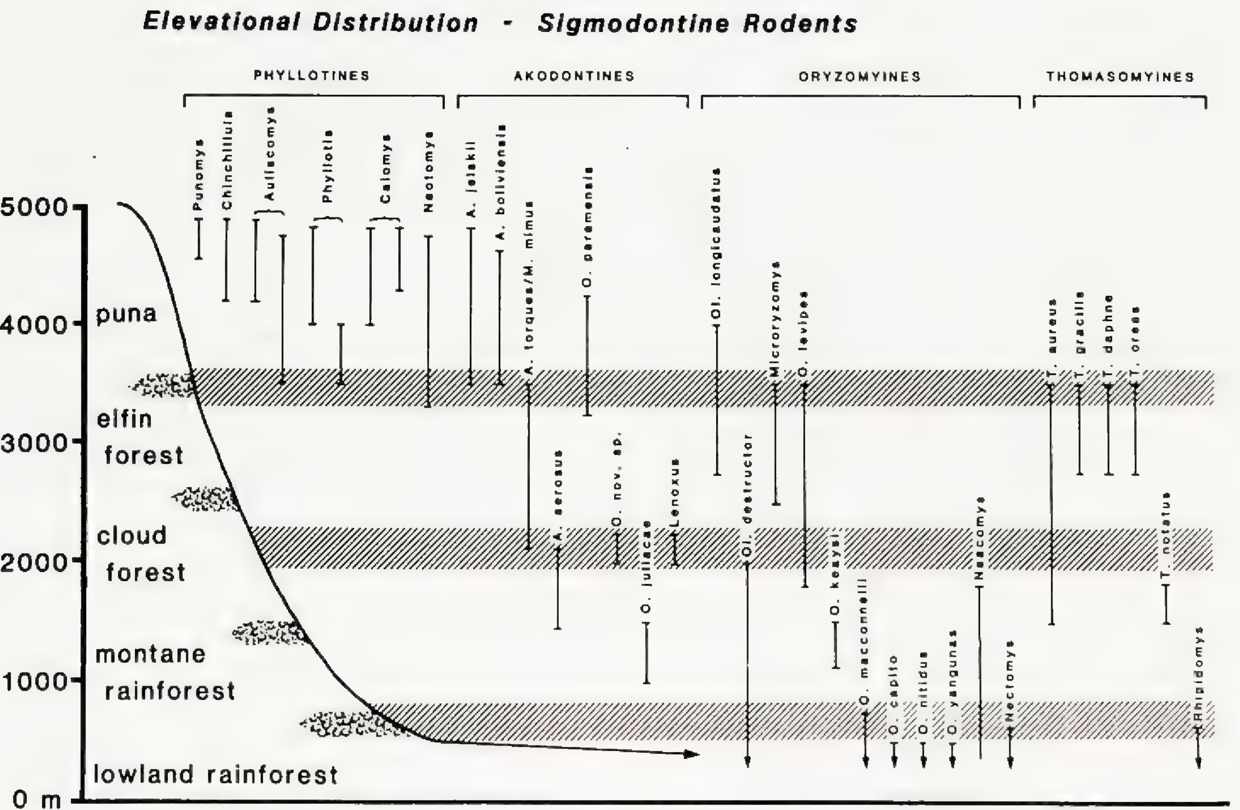


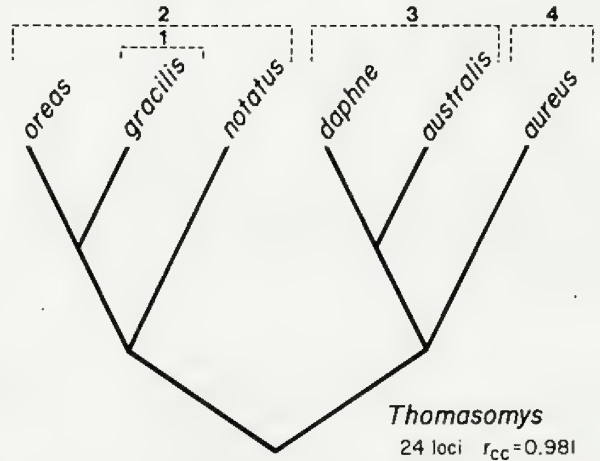
Fig. 2. Distribución altitudinal de especies de roedores sigmodontinos de la familia Cricetidae a lo largo de las laderas orientales de los Andes. Los taxa están agrupados según grupos supragenéricos (Hershkovitz, 1962). Las franjas de habitat altitudinales siguen a Terborgh (1971) y Weske (1972).

PATRONES DE DISTRIBUCION LONGITUDINAL

Tres géneros de roedores sigmodontinos forman el componente principal de la fauna de pequeños mamíferos de las laderas boscosas de los Andes por encima de las selvas amazónicas bajas: *Oryzomys, Akodon* y *Thomasomys*. *Oryzomys* es un género muy diverso de la pluviselva de tierras bajas de la cuenca del Amazonas, y se extiende hasta las laderas orientales de los Andes sólo con representantes del complejo de especies *albigularis*. En cualquier longitud específica,se pueden encontrar no más de dos especies de este complejo, y éstas se reemplazan mutuamente en distribución elevacional. *Akodon* es también un género altamente diversificado, pero su centro de diversidad está en las pastizales de la Sudamérica templada. Así, exhibe un perfil de densidad de especies que disminuye tanto latitudinalmente hacia el Ecuador como altitudinalmente del Altiplano hacia el bosque montano. En el sur del Perú, tres especies de *Akodon* (*sensu lato*) conviven en el Altiplano, pero no más de una será encontrada en un sitio cualquiera de las laderas boscosas. Finalmente, *Thomasomys* como género está confinado a los bosques de los Andes; es muy diverso en las partes de los Andes de Ecuador y Colombia, y menos hacia el Sur del Perú y Bolivia. Cada uno de estos géneros muestra distintos patrones de diversidad tanto altitudinal como latitudinal, y cada cual puede ser caracterizado por áreas diferentes de endemismo y origen probable.

RELACIONES GEOGRAFICAS Y FILETICAS EN LOS ROEDORES CRICETIDOS DEL SUR DEL PERU, GENEROS *Thomasomys, Oryzomys* y *Akodon*.

Las especies de *Thomasomys* en el Sur de Perú pueden ser divididas en cuatro grandes grupos morfológicos (Fig. 3a). Aún cuando representantes de cada grupo pueden ser simpátridos en varias partes de sus ámbitos, los taxones de cada grupo generalmente están latitudinalmente distribuidos de manera alopátrida. Sólo en el caso de *T. oreas* y *T. notatus*, dos miembros del mismo grupo de especies aparecen simultáneamente a lo largo de un mismo gradiente altitudinal (en los valles del Alto Urubamba y Cosnipata). Sin embargo, la evidencia bioquímica de relaciones filéticas (Fig. 3a), sugiere que estas dos especies no son mutuamente parientes más cercanos, como podría esperarse bajo un modelo de gradientes o de divergencia parapatrido. En tal forma, estas observaciones apoyan un modelo de especiación que involucra divergencia alopátrida para el género *Thomasomys*.



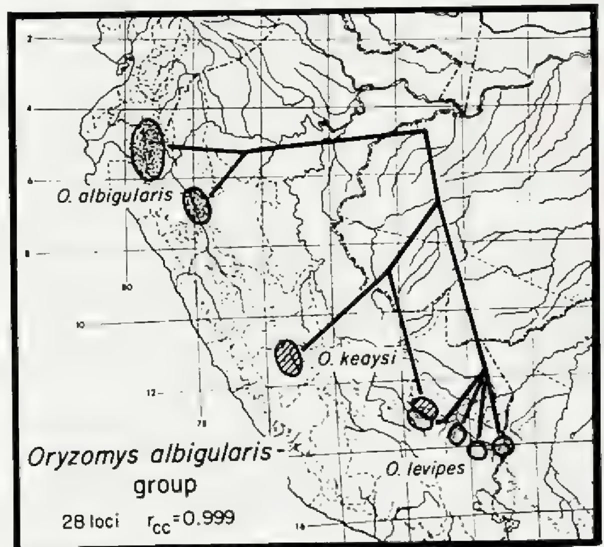


Fig. 3. (a) Relaciones cladísticas entre ambas especies de *Thomasomvs* del sudeste del Perú; los miembros del mismo complejo de especies morfológicas están agrupados por número. (b) Mapa y relaciones cladísticas entre especies y poblaciones del grupo *albigularis* de *Oryzomys* en Perú oriental. Ambos cladogramas están basados en caracteres bioquímicos electroforéticos. El número de loci y los coeficientes de ambos árboles están anotados.

Una conclusión similar es aplicable a los miembros del grupo de especies *albigularis* de *Oryzomys*. Unicamente en el sudeste del Perú hay dos especies de este complejo de roedores altitudinalmente estratificadas; en otras

áreas sólo una especie ocupa todo el ámbito ecológico y altitudinal. Nuevamente, sin embargo, las características bioquímicas no indican que *O. keaysi* y *O. levipes* en el sudeste del Perú sean mutuamente parientes más próximos, como podría esperarse bajo un modelo parapátrido o de gradiente. En cambio con los datos disponibles, estas dos especies forman unidades monofiléticas, cada una equidistante de las poblaciones de O. *albigularis* del norte del Perú (Fig. 3b).

Los miembros del género *Akodon*, en particular de lo que llamaré el grupo de especies *boliviensis*, forman el tercer gran grupo de roedores del bosque andino. En este grupo, sin embargo, la situación es considerablemente más compleja que en *Thomasomys* o en *Oryzomys*. En primer lugar, cada especie tiene franjas de altitud y habitat muy estrechas: *boliviensis* es una especie del altiplano; *torques* vive en los bosques enanos nortinos del Departamento del Cusco, pero es reemplazada en ese habitat por *Microxus mimus* en Puno; y *aerosus* es una especie del bosque de neblina y montano (Fig. 2). Aunque cada uno de estos taxa vive en diferentes valles de las laderas orientales de los Andes, las muestras de diferentes poblaciones de cada una de ellas son notablemente uniformes en cuanto a morfología. La figura 4 ilustra esta uniformidad según análisis de componentes principales (PCA) basados en caracteres craneanos. Aquí también se ilustran algunos de los grandes rasgos que identifican

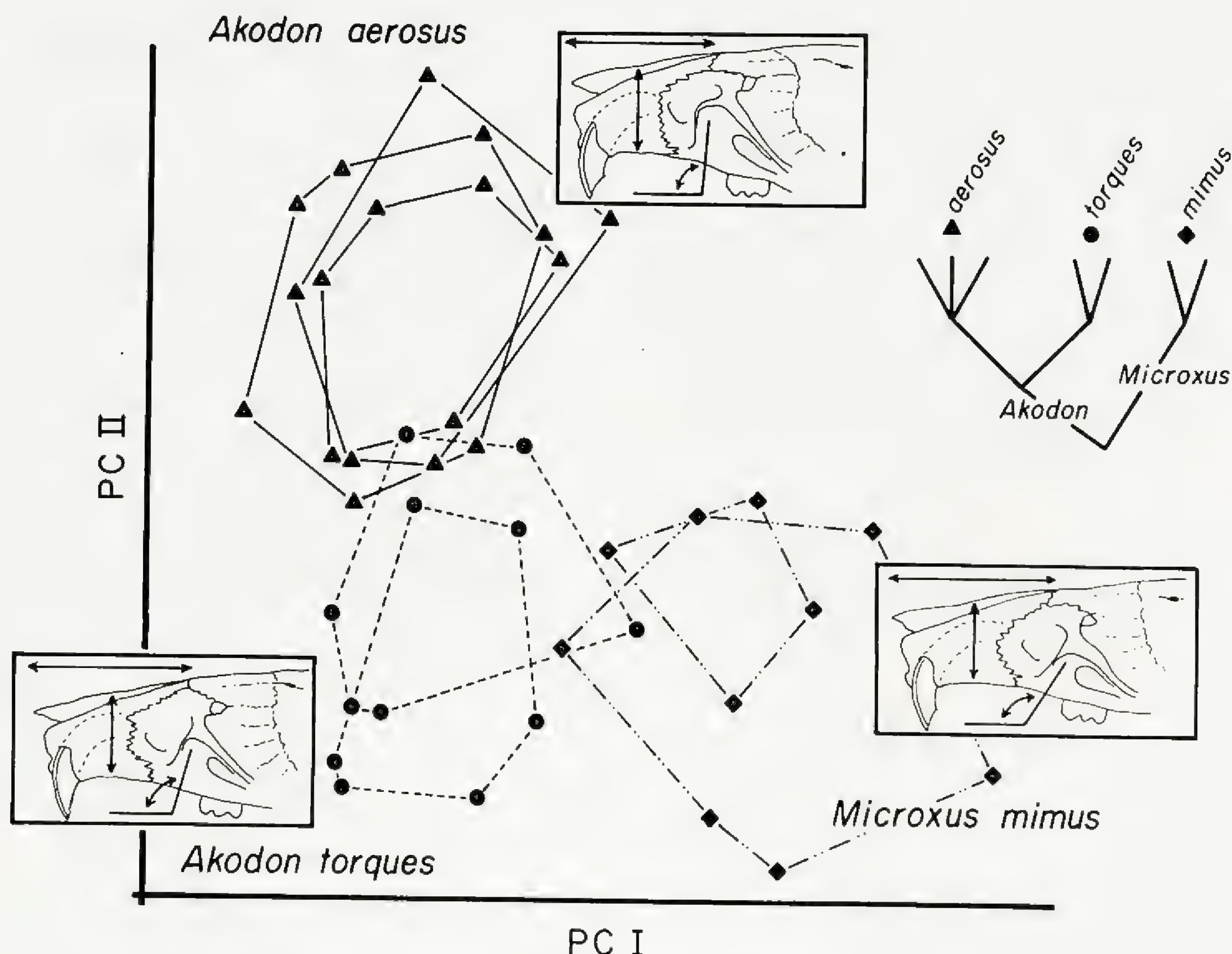


Fig. 4. Diferencias morfológicas entre las especies de roedores akodontes *Akodon torques, A. aerosus,* y *Microxus mimus* de los bosques andinos de Perú sudoriental, basados en un análisis de componentes principales. Se ilustran los caracteres que sirven para distinguir los taxa; ellos incluyen la longitud y profundidad del rostro y el ángulo de la placa zigomática. Las muestras individuales de cada especie fueron colectadas en diferentes valles fluviales. El cladograma de relaciones filéticas está basado en la simulitud fenética total y refleja la actual taxonomía.

cada especie, particularmente el ángulo y ancho de la placa zigomática y el alto y largo del rostro. Sobre la base de estas características morfológicas y según la taxonomía actual, el cladograma ilustrado en esta figura resume las relaciones filogenéticas esperadas entre estas especies y sus poblaciones constituyentes. Esta hipótesis de relaciones es consistente con un modelo de especiación alopátrido, pero no con uno parapátrido. Es decir, todos los Akodon del bosque montano, independientemente del valle fluvial, son morfológicamente similares y presuntamente parientes cercanos mutuos.

Los datos genéticos, derivados tanto de electroforesis de proteínas como de estudios de cromosomas, no son consistentes con esta interpretación. La figura 5 presenta un cladograma de las relaciones de tres muestras de *Akodon torques* y *Akodon aerosus* de diferentes sistemas de cuencas, y de *Microxus mimus,* basado en datos electroforéticos. Estos datos sugieren que las unidades morfológicas que definen a los actuales taxa *A. aerousus* y *torques* no forman grupos monofiléticos; en cambio, la muestra de *aerosus* del valle de Cosnipata está más cercanamente relacionada a las muestras de *torques* de esa área que a las otras muestras de *aerosus* de las cuencas hacia el Sur. Este punto de vista bioquímico también está sustentado en parte por datos cromosómicos; nuevamente, la muestra de *aerosus* con gran afinidad génica a *torques* está caracterizada por un cariotipo similar (con 2n=22 o 24), muy

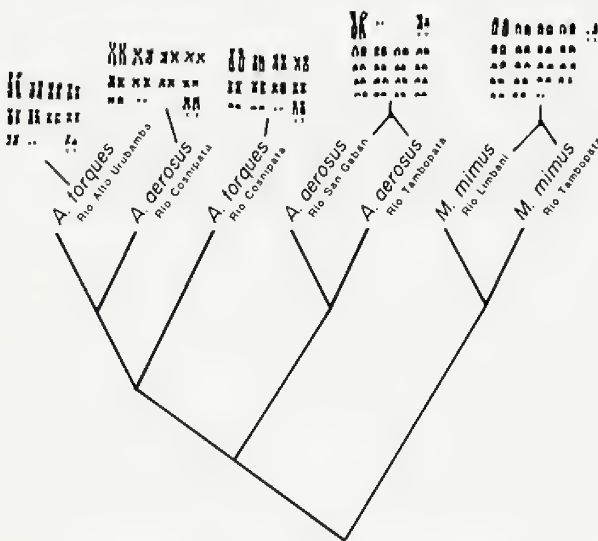


Fig. 5. Relaciones cladísticas entre las poblaciones y especies de roedores akodontes representados en la Fig. 4, basadas en caracteres bioquímicos electroforéticos. También se ilustran los cariotipos representativos de estos taxones.

distinto de las otras muestras de *aerosus* (2n=38).

Una interpretación de estos datos es que (a) la verdadera filogenia está dada por los datos genéticos, mientras que (b) las morfologías similares del cráneo reflejan convergencia debido a ambientes semejantes. Si esto es correcto, entonces estos datos sugieren que las poblaciones pueden estar filéticamente más relacionadas con aquéllas a lo largo del mismo gradiente de elevación, mas que con otras de la misma altura en otros sistemas de valles. En otras palabras, la especiación en este género puede haber sido el resultado de divergencia parapátrida. Esta interesante conclusión aún necesita ser examinada con datos adicionales.

CONCLUSIONES

Estos resultados para *Akodon* conducen a la afirmación final que quisiera hacer. Si uno pretende determinar la base histórica de los actuales patrones de distribución, incluyendo áreas de endemismo y de alta diversidad, uno debe examinar directamente los posibles modos de divergencia de los taxones estudiados, y no permitir que un escenario biogeográfico en particular determine dichos modos a priori. Así, en los análisis que he presentado aquí, el reconocer que *Akodon* puede haber sufrido un proceso de especiación distinto a los que han tenido otros roedores de bosques andinos, puede ser importante en la formulación de hipótesis sobre áreas de refugio específicas o para reconstruir historias vicariantes, tanto de taxa como de áreas geográficas de interés.

Con la posible excepción de *Akodon,* todos los otros taxones de mamíferos de bosques andinos que hemos examinado conforman un modelo de especiación alopátrido o vicariante. Cuando los patrones de relación entre poblaciones o taxones constituyentes de éstos y otros mamíferos estén firmemente establecidos, será posible hipotetizar sobre un conjunto incluyente de relaciones entre las áreas geográficas que ocupan, y así desarrollar cladogramas de "área" ligando sucesivamente las cuencas andinas orientales. Bajo tales circunstancias, uno puede eventualmente alcanzar una comprensión más completa de las fuerzas interactuantes en la historia geográfica y los procesos de especiación en el desarrollo evolutivo de la variada flora y fauna de las laderas boscosas de los Andes

Agradecimientos: Este Proyecto es un esfuerzo conjunto del autor y de los Drs. Philip Myers y John E. Cadle; Carol Patton, Robert Jones, Michael Nachman y Elena Vivar P. ayudaron en el trabajo de campo, y Margaret F. Smith y Mónica Frelow realizaron los análisis de laboratorio. El apoyo financiero fué proporcionado por la National Geographic Society y el Museum of Vertebrate Zoology. Agradezco al Ministerio de Agricultura, Dirección General de Conservación, por el apoyo continuado a nuestro trabajo en Perú; al Dr. Oliver P. Pearson por la lectura de este trabajo en el X Congreso Latinoamericano de Zoología, a Lynn Barkley por proporcionar las muestras de *O. albigularis;* y a Patricia Fierro y al Dr. Angel Spotorno O. por proveer la traducción.

REFERENCIAS

BUSACK, S.D. 1986. Biogeographic analysis of the herpetofauna separated by the formation of the Strait of Gibraltar. Natl. Geogr. Res. 2: 17-36.

CRACRAFT, J. 1982. Geographic differentiation, cladistics, and vicariance biogeography: reconstructing the tempo and mode of evolution. Amer. Zool. 22: 411-424.

CRACRAFT, J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. Pp. 49-84, *in* Neotropical ornithology (Buckley, P. A., et al., eds.). Ornithological Monogr. Nº 36, Amer. Ornith. Union, Washington D.C.

CREIGHTON, G.K. 1985. Phylogenetic inference, biogeographic interpretations, and the patterns of speciation in Marmosa (Marsupialia: Didelphidae). Acta Zool. Fennica 170: 121-124.

ENDLER, J.A. 1977. Geographic variation, speciation, and clines. Princeton Univ. Press, New Jersey.

ENDLER, J.A. 1982a. Pleistocene forest refuges: fact or fancy? Pp. 641-647, *in* Biological Diversity in the tropics (G.T. Prance, ed.). Columbia Univ. Press, New York.

ENDLER, J.A. 1982b. Problems in distinguishing historical from ecological factors in biogeography. Amer. Zool. 22: 441-452.

HAFFER, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. Science 165: 131-137.

HERSHKOVITZ, P. 1962. Evolution of neotropical cricetine rodents (Muridae) with special reference to the phyllotine group. Fieldiana, Zool. 46: 1-524.

HEYER, W.R., and L.R. MAXON. 1982. Distributions, relationships, and zoogeography of lowland frogs. The *Leptodactylus* complex in South America, with special reference to Amazonia. Pp. 375-388, in Biological diversity in the tropics (G.T. Prance, ed.). Columbia Univ. Press, New York.

LAMAS, G. 1982. A preliminary zoogeographical division of Peru based on butterfly distributions (Lepidoptera, Papilionoidea). Pp. 336-357, *in* Biological diversity in the tropics (G.T. Prance, ed.). Columbia University Press, New York.

PRANCE, G.T. (ed.). 1982. Biological diversity in the tropics. Columbia Univ. Press., New York. 714 pp.

ROSEN, D.E. 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. Syst. Zool. 27: 159-188.

TERBORGH, J. 1971. Distribution on environmental gradients: theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Peru, Ecology 52: 23-40.

WESKE, J.S. 1972. The distribution of the avifauna in the Apurimac Valley of Peru with respect to environmental gradients, habitat, and related species. PhD thesis, Univ. of Oklahoma. 137 pp.

An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso, 17: 97 - 103, 1986

CONOCIMIENTO ACTUAL SOBRE LA COLONIZACION DE LA REGION TROPICAL SUDAMERICANA POR INSECTOS ACUATICOS Y SU HISTORIA EVOLUTIVA, CON ESPECIAL REFERENCIA A LOS QUIRONOMIDOS.

ERNST FITKAU

Puede parecer anticipado hablar sobre la colonización y ante todo sobre la historia evolutiva de la fauna acuática de insectos de las zonas tropicales sudamericanas. Cualquiera que se dedicó a la fauna acuática del continente, particularmente a la de la región tropical, sabe que nuestro conocimiento sobre estos aspectos, en general y en particular, es hasta la fecha insuficiente y muchas veces fragmentario. Hasta en los grupos animales mejor conocidos, como por ejemplo peces, moluscos e insectos como libélulas, chinches acuáticos o zancudos, hay todavía mucho que hacer, aún al nivel de la alfataxonomía. Esto significa que falta bastante para terminar con el inventario de especies, que poco sabemos realmente, si es que sabemos, sobre biología, ecología y dispersión de las especies ya descritas!

No vale decir más sobre este asunto. Detalladas informaciones sobre las calamidades mencionadas de la obra grandiosa "Aquatic Biota of Tropical South America", editada por Stuart Hurlbert, Gilberto Rodríguez y Newton Dias dos Santos. Estoy convencido de que esta sinopsis completa del conocimiento actual sobre los diferentes grupos animales, que contiene listas extensas de la literatura respectiva, causará estímulos para la faunística acuática sudamericana como lo hizo en Europa la "Limnofauna Europaea", editada por mi amigo, el profersor Illies, quien falleció lamentablemente demasiado temprano. En la primera edición, publicada en 1968, se menciona 12400 especies. En la segunda edición que se realizó diez años después, el número de especies animales límnicas, sin considerar los protozoarios, se había aumentado ya en alrededor del 16%, alcanzando casi 14500 especies. 7000, o sea casi la mitad de ellas, son insectos. Podrá ser consuelo para ustedes escuchar que aún en Europa, donde se realizaron los estudios faunísticos más largos e intensivos, existen hasta hoy grandes vacíos en el conocimiento científico relacionado a la fauna de las aguas. También sorprenderá a ustedes tener noticia de que en Bavaria comenzamos recién hace algunos años, con el registro sistemático de la entomofauna acuática; y eso en el estado de la República Federal de Alemania que abarca la mayor cantidad de lagos y aguas corrientes. Y finalmente, antes de que fuera posible investigarla, grandes partes de la fauna de nuestros ríos mayores ya fueron destruidas y disminuidas en el siglo pasado por causa de contaminación ambiental y construcciones mal planificadas, un hecho que realmente da vergüenza.

Regresemos a la región neotrópica. Mis experiencias prácticas con la fauna acuática del continente sudamericano las reuní en la Amazonía. De.1960 a 1963 fuí jefe de la sección de limnología en el INPA, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia en Manaus. En 1965 regresé por medio año a la región amazónica para fundar y organizar la cooperación entre el INPA y el Instituto Max-Planck para Limnología en Plön, Alemania Federal, una colaboración existente hasta la fecha.

En 1960 la Amazonía todavía no era descubierta, ni a nivel nacional ni internacional, en lo que se refiere a los aspectos político-económicos y científicos. Manaus seguía soñando con la época del caucho y en el INPA faltaban científicos. En aquel tiempo yo era el único zoólogo allí.

En la ciudad no habia corriente eléctrica y el abastecimiento de agua era insuficiente. Por causa de esa situación el laboratorio casi no servía para trabajos científicos. Así preferí estar lo mínimo necesario en la ciudad y lo máximo posible afuera, en el así llamado "interior" del país. Mi interés especial se concentró en la fauna invertebrada de los arroyos y riachuelos pequeños. Esta fauna era casi totalmente desconocida en aquellos tiempos, pero fácil de coleccionar con redecilla o buitrón de mano y con cogedor o pala de fondo. En las noches realicé, con regularidad, colecciones de insectos atraídos a la luz de mi lámpara Petro-

Zoologische Staatssamlung. Münchhausentr., 21 München, Alemania

max. Con el transcurso del tiempo me fue posible no solamente trabajar en la Amazonía central, sino extender mis estudios de campo en viajes largos a los cursos superiores de los afluentes, al norte y sur del Río Amazonas. Así llegué a conocer, también la región andina y preandina del Perú. En relación a la extensión inmensa de la Amazonía mis esfuerzos de reunir informaciones y material obligatoriamente quedaron limitados a mis posibilidades de viajar, bien modestas. Tenía solo un motor fuera de borda de cinco caballos de fuerza y los ríos son largos y generalmente tienen muchas correntadas y caídas de agua en los lugares de mayor interés para el limnólogo. Además, en aquella época todavía no existían carreteras cruzando la selva, facilitando los viajes y abreviando su duración. A pesar de todo, procuré conseguir un cuadro sinóptico, a ser posible general, de los espacios vitales acuáticos de la Amazonía y de los elementos más importantes en cuanto a su colonización.

El material coleccionado fué clasificado en el INPA y ordenado respecto a los diferentes grupos animales. Estos fueron entregados a diversos especialistas, generalmente después de mi regreso a Plön. Partes grandes de la colección todavía no son estudiadas. Completamente identificados están, entre los insectos, sólo los chinches acuáticos y los Ceratopogonidae. Parcialmente determinados, los tricópteros, efemerópteros, coleópteros y quironómidos.

El material reunido consistió mayormente en especies nuevas. De las 40 especies coleccionadas de la familia de coleópteros Gyrinidae dos tercios eran desconocidos. La porción de especies nuevas es parecida o mucho más grande en tricópteros y sobre todo en efemerópteros. La situación es particularmente extrema en el caso de los dípteros. Hasta 1960 se conocían solamente 2 especies amazónicas de quironómidos, descritas en 1940 por Emilio Goeldi en los lagos del Museo Goeldi en Belém.

En solo tres años pude reunir alrededor de mil especies por medio de caza nocturna con luz o mediante la cría de las larvas. Lamentablemente el estudio de este material no está terminado hasta la fecha y no lo será sino a largo plazo sólo 150 especies están descritas y otras 350 están disecadas, montadas y en parte ya dibujadas.

¿Por qué no avancé con este grupo, por el que me debería sentir especialmente responsable? Desde mi regreso de Manaus he tratado de encontrar entomólogos sudamericanos más jóvenes, quienes se mostrarían dispuestos y tendrían la posibilidad de trabajar con quironómidos a base taxonómica y sistemática. Lamentablemente mis esfuerzos quedaron sin éxito hasta hoy.

Mi colaborador de muchos años en Plön, doctor Friedrich Reiss, es uno de los pocos especialistas para este grupo en Europa. El también estuvo en Manaus después de mi propia estadía y trabajó allí sobre la fauna de fondo de las aguas laguniformes o sea las Rías del Río Negro y los lagos de inundación de la Várzea del Amazonas. Luego colectó, durante meses, quironómidos aquí en Chile junto al profesor Brundin. Este material ya fué determinado por él mismo. Como especialista en quironómidos en general el doctor Reiss se puede dedicar solamente en parte a las especies neotropicales. Por otra parte, yo mismo tengo que ocuparme, desde hace tiempo de otras tareas y por el momento puedo patrocinar solamente la investigación de este grupo de dípteros. Así fueron hechas entretanto tres tésis de doctorado con mi material de quironómidos amazónicos, una en Canadá, una en los Estados Unidos y una en Munich bajo mi cuidado. Por medio de una beca de la fundación de Humboldt, un colega sueco y una colega norteamericana pudieron venir a Munich para un año para trabajar asimismo con quironómidos de la Amazonía.

Aunque hay tanto material no estudiado en nuestros armarios, Reiss y yo creemos tener suficiente conocimiento de la composición de la fauna sudamericana tropical de quironómidos para poder aclarar sus características principales y las diferencias en comparación con las faunas de otras regiones biogeográficas. Pero, antes de entrar en detalles me parece adecuado hablar sobre algunos aspectos generales respecto a quironómidos.

En la región holárctica, y probablemente también en las otras zonas biogeográficas, las larvas acuáticas de estos nematóceros forman el grupo animal de mayor riqueza específica y generalmente de mayor densidad de individuos entre los macroinvertebrados de las aguas. No hay espacio vital que no es colonizado por ellas, con especies cada vez particularmente adaptadas. Son, en general, un factor importante en los ecosistemas límnicos. Las larvas de quironómidos adquieren además especial significado para la biología por tener cromosomas gigantes en sus glándulas saliva-

les, que llegaron a ser muy importantes para las ciencias citogenéticas.

Actualmente se diferencian ocho subfamilias. Solamente tres de ellas están representadas en Sudamérica tropical: Tanypodinae, Orthocladiinae y Chironominae. Los Tanypodinae tienen larvas de vida libre que son carnívoras. Las de las restantes dos subfamilias habitan tubos tejidos por ellas mismas y pegados en la mayoría de las casos al substrato. Más luego estos tubos son transformados en envolturas pupales. Los Orthocladiíneos se alimentan en primer lugar de algas, mientras que los Quironomíneos son sobre todo detritófagos y filtradores. Los estadios adultos normalmente no consumen alimento. Los machos forman bandadas en las cuales las hembras escojen sus compañeros sexuales. Inmediatamente después de la copulación sucede la oviposición. En las zonas tropicales los insectos adultos emergen y se congregan con preferencia al anochecer. Por eso es muy fácil cazar ejemplares adultos, mayormente hembras dispuestas a la oviposición, al caer la noche entre las seis y ocho de la tarde. Se puede usar una simple trampa de luz, por ejemplo una lámpara de Petromax y una tela blanca de lienzo.

Cuando un imago emerge de la pupa, la exuvia vacía normalmente se pega por cierto tiempo a la superficie del agua. En agua corriente esas exuvias se acumulan muchas veces en grandes cantidades en ciertos lugares, por ejemplo en zonas de contracorriente delante de ramas o troncos sumergidos en el agua. Pero esta clase de deriva superficial puede ser colectada también en cualquier otra parte del agua corriente con una "red de Brundin".

En más de 200 ríos y riachuelos amazónicos llegué a coger, normalmente al mismo tiempo, colectas de la deriva superficial y colectas hechas con trampas de luz. Una sola prueba de exuvias demuestra para un determinado arroyo la composición de la fauna de quironómidos que se encuentran en la fase de emergencia. La mayoría de las exuvias tiene estructuras específicas que facilitan su identificación. Como se puede criar sin problemas pupas de larvas, y ejemplares adultos de pupas, las exuvias fácilmente pueden ser registradas y son objetos muy adecuados para análisis faunísticos y ecológicos. Sin embargo hay algunos grupos de especies y géneros que tienen pupas y exuvias extremadamente parecidas, así que es muy difícil o imposible distinguir las especies de esta manera. Por otro lado, los insectos adultos de ciertos géneros o subfamilias no o casi no son atraídos a la luz. Así la caza con luz y la colección de la deriva superficial se pueden complementar. El investigador puede completar su material colectando insectos adultos sobre la vegetación durante el día o cuando se encuentran en fase de congregación.

La fauna de quironómidos trópico-neotropicales difiere completamente de la de los otros continentes y las regiones faunísticas clásicas. Ocupa una posición especial no solo en comparación con la región neárctica sino también en relación a la parte adyacente notropical en el sur del continente, la zona faunal andino-patagónica. Los quironómidos de Chile y del sur de Argentina son relativamente bien conocidos debido a los estudios de Philippi, Edwards, Brundin y Reiss. Mucho mejor se han investigado las especies neárticas. Muy poco o nada sabemos de la fauna respectiva de América Central y de las zonas transitorias entre las partes tropicales y templadas sudamericanas.

La fauna amazónica de quironómidos consta de sólo tres subfamilias: Tanypodinae, Orthocladiinae y Chironominae. 80% de las especies son miembros de la tercera subfamilia. El estudio de la deriva superficial demostró que los Tanypodíneos tienen su mayor diversidad, tanto específica como genérica, en los trópicos sudamericanos. Hasta la fecha se conoce en todo el mundo unos 40 géneros que en parte son cosmopólitas. En la Amazonía faltan varios géneros con normalmente extensa distribución. Pero allí se encuentran alrededor de 20 géneros nuevos aún no descritos, lo que significa que 50% de los géneros de Tanypodíneos registrados viven limitados a la Amazonía.

Los Orthoclaiineos, cuyas larvas se alimentan en primer lugar de algas y que forman la subfamilia dominante en las aguas corrientes de zonas, templadas y frías, faltan casi normalmente en la región amazónica. Son representados sobre todo por formas apomórficas o sea derivadas fuertemente en sentido filogenético. Pertenecen particularmente al complejo característico de Corynoneura y Thienemaniella, cuyas especies figuran entre los quironómidos más pequeños con una longitud alargada de mas o menos de un milímetro. Las larvas son carnívoras y viven de microorganismos. Parece que juegan un papel importante en los ecosistemas de aguas tropicales, porque demuestran gran densidad de individuos. Hasta ahora no se les ha prestado la atención que merecen, porque las larvas diminutas normalmente pasan por las mallas de las redecillas usadas para es-

tudios limnólogicos. Otro género de la subfamilia Orthocladiinae, *Ichthyocladius*, está distribuído con varias especies en la cuenca del Amazonas. Sus larvas parasitan sobre bagres de la familia Loricariidae.

La subfamilia Chironominae con la mayor riqueza en especies y géneros y cuyas larvas son en primer lugar detritófagas, se reparte en tres tribus: Chironomini, Tanytarsini y Pseudochironomini. La última con extraordinaria diversidad específica y genérica. Muchas de las especies, que son de nivel filogenético bastante desarrollado, parecen ser carnívoras.

En suma, por lo menos 50% de unos cien géneros registrados hasta ahora en la Amazonía, son endémicos para la región neotrópica.

La posición particular de los quironómidos de Sudamérica tropical, mejor dicho de la zona faunal amazónica o guayana-brasilera, se aclara comparándola con la fauna andinopatagónica. En el sur del continente se encuentra el espacio evolutivo principal de las subfamilias Aphroteniinae, Podonominae y Diamesinae y de varios grupos de Orghocladiinae y Tanypodiinae plesiomórficos, todos los que faltan en la región tropical. Por otro lado, la subfamilia Chironominae, sobre todo la tribu Pseudochironomini, pierde hacia el sur la posición dominante que ocupa en los trópicos.

Pero no solo las especies de los géneros endémicos caracterizan la fauna neotropical de quironómidos. Extraordinaria riqueza específica también demuestran algunos géneros cosmopolitas. A ellos pertenece el complejo genérico *Polypedilum*, del que fueron descritas recientemente 52 especies nuevas. Eso es más que el doble del número de especies que conocemos de este género en la región neárctica o en Africa, donde ya se investigó intensamente la familia Chironomidae. Un análisis morfológico muy exacto, hecho junto con la descripción de las especies nuevas de *Polypedilum*, dió por resultado que la evolución de las especies africanas y neárticas se debe haber efectuado en gran parte en conjunto, pero claramente separada de las líneas evolutivas neotropicales. Las especies africanas y norteamericanas poseen una serie de comunidades que son típicas para ellas pero faltan en las neotropicales. Solamente pocas especies sudamericanas dejan ver la combinación de caracteres afronorteamericana. Se puede decir con mucha seguridad que estas especies son inmigrantes tardíos provenientes de la región neárctica.

Otro criterio más distingue a la fauna trópico-neotropical de quironómidos. Parece que mayormente pertenecen a líneas filogenéticas fuertemente derivadas y en parte relativamente recientes.

Es el caso de los Tanypodineos, cuyos grupos evolutivos antiguos, por ejemplo los Macropelopiini de zonas templadas o frías, exhiben extensa distribución en ambos hemisferios. En la Amazonía domina la tribu Pentaneurini con especies en parte muy pequeñas.

El área de distribución principal de los Orthocladiíneos plesiomórficos es similar al de los Tanypodíneos plesiomórficos. Pero llama la atención que en el neotrópico faltan casi totalmente los Orthocladiíneos apomórficos que se alimentan de algas. En la región amazónica este grupo es representado mayormente por pocos complejos derivados y carnívoros o parasitarios.

Los Chironomínae son en su total ideal considerados como derivados en la familia Chironomidae. Pero precisamente la tribu Chryptochironomini, que demuestra gran diversidad en la región neotrópica, comprende géneros especialmente apomórficos o sea derivados.

¿Cómo se puede explicar estos contrastes tan claros entre los quironómidos de Sudamérica tropical y de las zonas templadas adyacentes? La dominancia de especies carnívoras y detritófagas en la Amazonía tiene probablemente su razón en las situaciones ecológicas específicas de los trópicos húmedos. El gran número de endemismos en cambio es causado por la situación paleogeográfica. Se sabe que hay paralelismo a este asunto en casi todos los otros elementos de la fauna y flora del continente.

Los quironómidos son un grupo de dípteros muy antiguo que ya llegó a alto nivel evolutivo en el período jurásico. En el ámbar del cretáceo inferior del Líbano se encontró un quironómido del grupo Podonominae ya fuertemente apomórfico. Los Tanypodinae del jurásico sibírico se dejan adjuntar, en parte, a los Pentaneurini que son derivados. En aquella época, en la que terminó la unión faunística ente América del Sur y Africa, hace más o menos cien millones de años, la mayoría de los géneros que hoy son pantrópicos o cosmopólitas, ya deben haber existido. Esto se tiene que

suponer por ejemplo para el complejo genérico *Polypedilum*. Las líneas evolutivas endémicas se desarrollaron recién después del aislamiento del continente, o sea en los pasados cien millones de años. Pero es probable que en el período jurásico el continente tropical de Gondwana todavía no abarcaba Orthocladiíneos adaptados a temperaturas altas y fitófagos consumidores de algas. Sin embargo, ya habrían existido Orthocladiíneos carnívoros,como el grupo de Corynoneura y una serie de géneros de Tanypodíneos adaptados al calor. Pero esto no explica satisfactoriamente la falta de Orthocladiíneos que se alimentan de algas en la Amazonía actual. Si hubiera existido una oferta de nichos ecológicos respectivos en las regiones ecuadoriales, seguramente se hubieran desarrollado a lo largo del tiempo geológico Orthocladiíneos consumidores de algas y adaptados al calor, saliendo del reservorio genético de la zona templada meridional del continente que existe hasta hoy en los elementos faunales andino-patagónicos. Pero, mucho hace suponer que los quironómidos que se alimentan de algas, faltaban ya en el mesozóico en las regiones tropicales húmedas por causas ecológicas, que son sin duda las mismas que determinan hoy el espectro faunal de los quironómidos amazónicos. Parece que son factores ecológicos y no causas paleogeográficas los responsables del hecho de que actualmente en la Amazonía hay casi solamente larvas detritófagas o carnívoras en esta familia de dípteros.

La situación limnológica especial de los trópicos húmedos es fácil de comprender. Calor y humedad favorecen la formación del suelo y la erosión. Montañas son niveladas rápidamente. Ríos de agua blanca cargan el material de erosión al mar o llenan depresiones de terreno con éste. Así estos ríos forman un espacio vital extremo con una dinámica pronunciada. El contenido alto y contínuo de suspensoides arcillosos generalmente no permite el desarrollo de una vegetación sumersa o de fitoplancton. Montañas niveladas, planos formados por erosión y llanos de aluvión son cubiertos por bosque lluvioso tropical. Pero a pesar de esto, los suelos envejecen rápidamente bajo las condiciones climáticas de los trópicos húmedos y en sus partes superficiales se produce una pobreza extrema en sustancias nutritivas. Los riachuelos selváticos transportan agua oligotrofica, que en sentido químico se parece al agua de lluvias y apenas posibilita la producción primaria. Además, falta en los arroyos y ríos de la llanura substrato duro para el establecimiento de algas. En la zona que conduce a la región tropical exterior o, como en la Amazonía, en la zonas de nacimiento de los ríos, donde el clima es más seco y estacional, suelos y aguas se enriquecen en sustancias nutritivas. Pero ahí la falta de continuidad en la conducción del agua impide muchas veces el desarrollo de una fauna acuática diversa.

La mayor riqueza en insectos plesiomórficos acuáticos y consumidores de algas, considerando no solamente los quironómidos, la encontramos en aguas corrientes de zonas templadas o frías fuera de los trópicos. Los riachuelos de las regiones de montañas, en latitudes altas, son poco profundos y ricos en algas, así que ofrecen suficiente alimento vegetal. Además, siempre tienen agua. Ellos son seguramente el espacio evolutivo de la fauna de insectos acuáticos desde el paleozóico.

En los riachuelos selváticos de la cuenca amazónica no hay producción primaria notable. La cadena trófica se basa sobre el material orgánico producido por el bosque. La capa de hojas secas que cae en las quebradas, hojas vivas y palos o pedazos de madera son sin embargo tan pobres en sustancias nutritivas que no sirven como alimento directo. Primero tienen que ser degradados por microorganismos, sobre todo por hongos. Las hifas fúngicas y las bacterias son filtradas y consumidas por los organismos acuáticos o comidas después de ser sedimentadas en el detrito de las partes lénticas de los arroyos. Así es que estos riachuelos ofrecen un espacio vital primario sólo a los organismos filtradores y detritófagos. Este elemento organísmico sirve en forma secundaria, como alimento para las especies carnívoras. Los Orthocladiíneos carnívoros han logrado ocupar un nicho al lado de los Tanypodíneos gracias a su pequeño tamaño. En general sorprende que justo estos dos grupos comprenden, en su mayoría, especies particularmente chicas. Pero se sabe que los quironómidos tropicales generalmente son de tamaño mucho menor que las especies de zonas fuera de los trópicos.

Es presumible que para los detritófagos los recursos alimentarios tampoco sean muy abundantes en las quebradas del bosque tropical. Esto explicaría porqué tantos Quironomíneos apomórficos, como los Cryptochironomini, llegaron a ser carnívoros. También sus larvas son muy pequeñas. Las partículas tróficas de estas larvas rapaces parecen ser de tamaño bien chico, por ejemplo protozoarios, acáridos, cangrejitos, diversas lombrices y larvas jóvenes de quironómidos.

Orthocladiíneos, que comen algas, son encontrados en la Amazonía casi exclusivamente en los ríos andinos de agua blanca. Se alimentan de las diatomeas que crecen en gran cantidad sobre el lado inferior de hojas de la vegetación emersa, por ejemplo de plantas flotantes. Todas estas formas son miembros del género apomórfico y cosmopólito *Cricotupus,* que habita los trópicos con especies adaptadas al calor y que debe ser un inmigrante relativamente reciente en América del Sur.

Los ríos grandes de la llanura, generalmente, apenas contienen quironómidos, lo que se refiere tanto a especies como a individuos. Una colecta con trampa de luz al lado de un río ancho como el Amazonas o el Río Negro, normalmente no contiene más que una fracción insignificante de la cantidad de especies e individuos que se puede cazar en el mismo tiempo al lado de un arroyo o río pequeño.

Considerando estas circunstancias se explica la composición del resto de la fauna de insectos en las aguas corrientes de la cuenca amazónica. Alta diversidad exhiben las libélulas. Sus larvas carnívoras ya habitaban aguas tropicales en el paleozóico. Además son ricos en especies y formas los efemerópteros y tricópteros. En ambos órdenes apenas aparecen grupos de mayor edad filogenética. Muy abundantes son detritófagos y filtradores altamente especializados. Pienso en la efímera *Astenopus* que vive en tubos y tiene peines de cerdas en su cabeza y patas, con los que filtra partículas orgánicas pequeñísimas que flotan en el agua, como por ejemplo bacterias y esporas de hongos. Este mismo elemento alimentario microbiológico es filtrado por las larvas de tricópteros del género *Macronema* que abarca una diversidad de especies. Las larvas se alimentan con ayuda de redecillas en sus tubos residenciales, cuyas mallas pueden tener un diámetro de solamente 5 a 15 µ. Una serie de efímeras tiene larvas carnívoras. El órden de los plecópteros o moscas de piedra que contiene muchas especies en riachuelos fríos de las zonas templadas, es representado en arroyos amazónicos solamente por las especies del género Anacroneura. Este pertenece a la familia Neoperlidae que es fuertemente apomórfica con distribución pantrópica. Tiene larvas carnívoras que no son limitadas al agua fría como es el caso para el resto de los plecópteros. Coleópteros apenas aparecen en las aguas amazónicas. Gran diversidad demuestran solamente las familias Dryopidae y Elmidae con especies normalmente muy chicas. También la familia Gyrinidae o escarabajos giratorios abunda allí mientras que los grupos con especies grandes, Dytiscidae y Hydrophlidae, casi no aparecen en las quebradas amazónicas.

Un elemento característico de las aguas corrientes trópico-subtropicales de América del Sur que habita hasta riachuelos pequeños, es el género Corydalus, perteneciente a los *neurópteros*. Tanto sus larvas predatorias grandes como los ejemplares adultos son para un Zoólogo europeo los insectos acuáticos más llamativos de la región neotrópica. Ricos en especies son también los hemípteros acuáticos y semiacuáticos, como Velidae y Gerridae. Los Belostomatidae, que son grandes, faltan en los arroyos y ríos y viven con sus formas gigantes solamente en las cochas del curso inferior del Amazonas. Extraño es que la familia Corixidae, que se alimenta en primer lugar de detrito y algas y que demuestra en zonas templadas una gran riqueza específica, falta casi por completo en la Amazonía. Entre los dípteros de las aguas corrientes hay que mencionar, además de los quironómidos, a los simúlidos o moscas negras, cuyas larvas filtran su alimento en el agua. Por fin, no se debe olvidar los lepidópteros. Una diversidad de especies habita a los arroyos amazónicos, sobre todo los Nyphulininae de la tribu Argyractini. Sus larvas necesitan un substrato duro, o sea piedras, donde tejen un techito plano de seda, bajo el que se refugian y se alimentan de algas. En los ríos y riachuelos centralamazónicos faltan aún allí donde abundan rocas terciarias, lo que seguramente tiene su origen en la escasez de algas como recurso trófico. Estas especies son comunes, en cambio tanto en la región andina como en las partes marginales de la Amazonía, fuera de los bajos de sedimentación sobre las formaciones de la montaña primordial de la placa continental brasilera y de Guayana. En la Amazonía central encontré orugas de otra familia de mariposas que son carnívoras y devoran las larvas de simúlidos y quironómidos.

Sería demasiado entrar en más detalles de este asunto. Permítanme por eso resumir lo relatado. La fauna de insectos acuáticos trópiconeotropical es extraordinariamente rica en especies, pero la abundancia de los órdenes respectivos difiere mucho. En la llanura amazónica dominan las formas con larvas detritófagas y filtradoras o carnívoras. En las zonas marginales de la cuenca, que poseen mayor riqueza geoquímica y limnoquímica, se asocian con ellas formas de vida que se alimentan de algas. Pero en total la diversidad específica de los riachuelos del bosque centralamozónico parece ser mayor que en las aguas de las márge-

nes de la Amazonía. Causa de este hecho podría ser, que en la periferia de los trópicos húmedos las quebradas no llevan agua contínuamente.

Les habrá llamado la atención que siempre hablé solamente sobre la fauna de aguas corrientes. En las partes tropicales de la región neotrópica que abarcan sobre todo la cuenca fluvial del Río Amazonas, no hay verdaderos lagos o estanques. Todas las aguas sedentarias son estacionales y se encuentran en los valles de inundación de los ríos grandes. Su fauna normalmente presenta poca diversidad.

Simposio FAUNA SILVESTRE LATINOAMERICANA. EL COSTO DE SU CONSERVACION.

Coordinación Roberto Schlatter

Relatores Juan Black: Costo ecológico de la introducción de animales a las Islas Galápagos.

José A. Scolaro: La conservación del pingüino de Magallanes: un problema de conflicto de intereses que requiere argumentos científicos.

Milthon Tiago de Mello: Crianza en el cautiverio de primates neotropicales con vista a su conservación.

Pedro Salinas: Conservación de fauna en Venezuela.

An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso, 17: 105 - 110, 1986

COSTO ECOLOGICO DE LA INTRODUCCION DE ANIMALES A LAS ISLAS GALAPAGOS

JUAN BLACK

ABSTRACT:
The Galapagos Islands are one of the few places in the world where so much scientific attention has been concentrated. The Arhipelago is located 1.000 kilometers off the Ecuadorian coast in the Eastern Pacific Ocean. The islands support unique flora and fauna, which have envolved into a separate biogeographic province in the Neotropical Region. The Galapagos constitute the most extraordinary volcanic island complex with reference to the evolution of the species.
Notwithstanding the introduction of exotic organisms, many of which are plagues for the island ecosystem, the scientific conservationist activities of the Charles Darwin Foundation and the Galapagos National Park Service have succeeded in recovering the islands or parts of them, guaranteeing the maintenance of the natural conditions with their evolutionary processes and their interest to science. But, it is important that these activities should be permanent to insure the future; it is requiered national and international suppport, but in particular, the support and understand of the human population of the Galapagos Islands.

ANTECEDENTES

No son muchos los lugares naturales del planeta a los que la comunidad científica internacional y la opinión pública mundial haya dado atención especial: uno de esos pocos lugares son las Islas Galápagos. Se han registrado ya unas treinta y cinco mil publicaciones calificadas sobre el tema Galápagos, con aspectos de su historia natural y otros motivos y de seguro habrá nuevos interrogantes que responder en el futuro.

Ubicadas a 1.000 km. de las costas continentales ecuatorianas, bajo la línea equinoccial entre los 89°W y 92°W, 1° 40'N y 1° 30'S, las islas y sus aguas han recibido migrantes de Norte, Centro y Sudamérica, las Antillas y hasta del Pacífico Occidental. En su superficie terrestre y en las aguas costeras han evolucionado muchas de las especies que arribaron por medios naturales, originándose formas propias que han permitido su separación biogeográfica como una provincia independiente dentro de la Región Neotropical.

Los 8.000 kilómetros cuadrados de archipiélago, constituidos por 13 islas mayores, 42 islotes y 26 rocas dispersas en 45.000 km^2 de mar (Black 1973) forman el grupo volcánico océanico más extraordinario de la Tierra desde el punto de vista de la evolución de las especies. La mitad de las aves residentes, de un total de 56, son endémicas, así como un 30% de las plantas indígenas, el 86% de los reptiles, 72% de las hormigas, 57% de los arácnidos y 23% de los peces costaneros. De un ancestro común han evolucionado 13 especies de pinzones del grupo Geospizinae (Lack 1947); de la tortuga terrestre gigante 15 razas o quizá 4-5 especies con formas diversas habitaron 10 islas y los cinco grandes volcanes de Isabela; 85 taxa con 65 especies de caracoles terrestres del género *Bulimus* existen en el archipiélago (Coppois 1984). Del género botánico *Scalesia* han evolucionado unas 37 taxa con 14 especies adaptadas a todo tipo de suelo, altitud y grado de humedad (Eliasson 1974). Los cormoranes no vuelan porque perdieron su capacidad de volar al reducírseles el tamaño de las alas; ¿para qué servirían las alas a un ave que no tiene depredadores naturales y la comida es abundante cerca de la orilla? Los pinzones ocupan varios nichos ecológicos, reemplazando un solo grupo de aves las funciones de otras de distintos grupos en regiones continentales: pinzones cantores que se alimentan exclusivamente de insectos, otros especializados en alimentarse de flores y frutos de *Opuntia* o de semillas de arbustos y hierbas, pasando por extremos como el Artesano que usa una espina de cacto o ramita para sacar larvas de insectos de los troncos, hasta llegar al insólito Pinzón Vampiro. Este pequeño pájaro, en Isla Wolf, chupa la sangre de las heridas que provocan a los piqueros enmascarados en la base del cañón de sus plumas (Bowman and Billeb 1965; Köster and Köster 1983) y, además, roba los huevos de estos mismos piqueros para chupar y comer su contenido (Köster and Köster 1985).

Secretario General de la Fundación Charles Darwin. Ecuador.

Este grupo extraordinario de islas y su mar circundante fue descubierto accidentalmente por Tomás de Berlanga el 10 de marzo de 1535 e integrado al territorio del Ecuador el 12 de febrero de 1832. Históricamente ha sido utilizado como escondite de piratas, centro de operaciones y abastecimiento de la flota ballenera y de los cazadores de focas, tierra de colonización, colonia penal y hasta lugar de destierro para políticos. El 18 de febrero de 1973 se convirtió en la 20a provincia del Ecuador.

EL PASADO: LOS EXTRAÑOS Y SUS EFECTOS EN LAS ISLAS

Como consecuencia de la introducción intencionada o accidental, una larga lista de especies vegetales y animales (vertebrados e invertebrados) se ha sumado a la flora y fauna galapagueña, algunas de ellas convertidas en plagas para la biota y en seria amenaza para los ecosistemas insulares.

Guayaba *(Psidium guajava)*, pasto elefante *(Pennisetum purpureum)* supi-rosa *(Lantana camara)*, aguacate o palta *(Persea americana)*, pomarosa *(Eugenia jambos)*, cascarilla *(Chinchona succirubra)*, citros *(Citrus spp.)*, cabuya *(Furcraea cubensis)* y otras plantas (Hamann 1984) ocupan grandes extensiones de las áreas húmedas en las islas habitadas. *Lantana,* en Isla Floreana, puede llegar a impedir la reproducción del ave marina *Pterodroma phaeopygia* (Cruz et al. 1986). Chivos, chanchos, perros, gatos, asnos, caballos, ganado vacuno, y hasta ovejas, corren cimarones en varias de las islas (Larrea 1960; Kastdalen 1965; Black 1973; Calvopiña y de Vries 1975; de Vries y Calvopiña 1977; Hoeck 1984), sumándose a la lista dos especies de rata, la negra *(Rattus rattus)* y la noruega *(R. norvegicus)*, el ratón casero *Mus musculus* (Calvopiña 1983; com. pers. 1986) y uno de los invertebrados más dañinos para los nativos y hasta para nidos de pequeñas aves de Galápagos, la hormiga colorada o de fuego *Wasmannia auropunctata* (Silberglied 1972; Pazmiño 1977; Lubin 1982; de la Vega 1983).

Los herbívoros introducidos compitieron con ventaja sobre los nativos las iguanas terrestres y las tortugas gigantes (MacFarland et. al. 1974; de Vries 1984), destruyeron la vegetación de las islas donde proliferaron, particularmente de Santa Fe, Española. Pinta (Weber 1971; Hamann 1975; 1979 b), Santiago (Calvopiña y de Vries 1975; de Vries y Calvopiña 1977) y Santa Cruz (Kastdalen 1965) impidiendo toda regeneración natural de la vegetación nativa.

En Santiago, una isla de 580 kms^2 donde existen unas 100.000 cabras, unos 20.000 chanchos y 2.000 asnos, la situación es tan crítica que fue necesario costruir cuadrantes cercados con malla de alambre para proteger remanentes de algunas especies y comunidades vegetales y permitir más tarde la recuperación en ausencia de estos animales (Calvopiña y de Vries 1975; de Vries y Calvopiña 1977; Calvopiña y Carvajal 1980).

La rata negra probablemente provocó la extinción de las ratas nativas de las islas Santa Cruz, Baltra, San Cristóbal y Santiago (Brosset 1963; Clark 1984), mientras en Pinzón ha impedido la reproducción natural de la tortuga gigante por más de 50 años. Según MacFarland et al. (1974), en 10 años debieron nacer entre 7 y 19 mil tortugas; sin embargo, se halló solamente una viva de un año de edad durante el estudio en la isla. Montones de restos de las pequeñas tortugas comidas por las ratas estaban dispersos en las áreas de anidación.

Los asnos de Alcedo, el volcán central de Isabela, endurecen el suelo donde anidan las tortugas gigantes y destruyen nidos y huevos con el pisoteo (Fowler 1980).

La hormiga colorada, que avanza a razón de 170 metros por año en su dispersión por Santa Cruz (Lubin 1982, 1985), ha desplazado por competencia y depredación a las hormigas locales *Camponotus macilentus, C. planus* y en particular al escorpión *Hadruroides maculata galapagoensis* y las arañas de tela *Theridion calcynatum* y *Tidarren sisyphoedes* (Lubin 1982).

Las lombrices introducidas, tan benéficas en otras áreas donde existen naturalmente, están cambiando la estructura y composición de los suelos de la parte húmeda de Santa Cruz (Kastdalen 1965).

Los chanchos no sólo comen la vegetación nativa o echan a tierra arbustos y árboles con su hozado, sino que depredan aves, tortugas terrestres y marinas y sus nidados (Black 1973; MacFarland et al. 1974; Green 1975; Hurtado 1979; Coblentz 1981; Hamann 1984). Perros y gatos se suman a la depredación de las jóvenes tortugas, las iguanas terrestres y marinas (Kruuk 1979; Barnett 1981; Laurie 1981). Las poblaciones nativas de palomas, pinzones,

ciempiés lagartijas y culebras están en malas condiciones por la depredación causada por gatos y perros (Black 1973; Kramer 1984). Varias especies de plantas animales han desaparecido de algunas islas y los ecosistemas naturales están cambiados en ciertas áreas por los animales introducidos. Particularmente chanchos y asnos (van der Werff 1982) pero también reses y chivos son dispersores de especies vegetales nativas e introducidas.

RESULTADOS POSITIVOS: EL PRESENTE

No obstante los daños anotados, por ser Galápagos un archipiélago suficientemente grande y con numerosas islas diferentes, no todas ni todos sus ambientes están cambiados y algunos de los transfomados por pastoreo o depredación pueden volver (algunos están en ese proceso actualmente) a su estado natural con las actividades científicas y de protección de la Fundación Charles Darwin y el Servicio Parque Nacional Galápagos. Se dice que Galápagos es único y "... no hay un lugar donde los conceptos de especiación adaptativa y evolución orgánica pueden ser estudiados más efectivamente, comprendidos, interpretados y enseñados que en las Galápagos "(Kramer 1980), como puede desprenderse de los trabajos de Lack, Bowman, Grant y sus colaboradores sobre los Pinzones de Darwin o los de Coppois sobre los caracoles terrestres; de los de Eliasson, Porter, Hamann o van der Werff con la vegeta-ción; de Harris o de Vries sobre las aves, de Trilmich con los lobos marinos, de Laurie sobre las iguanas marinas o de Werner que dio atención a las terrestres; de MacFarland, Fritts o Cayot con el tema de la tortuga gigante, de Hurtado y Green sobre las tortugas marinas o los de Calvopiña con las cabras, siendo éstos sólo ejemplos de los 35.000 trabajos con tema sobre animales o plantas de mar y tierra, de genética, ecología o comportamiento, descriptivos y analíticos escritos sobre el archipiélago.

Pero las islas no son solamente un lugar particular por sus especies y ecosistemas, sino un sitio ideal para estudiar el clima y la vulcanología, para impartir educación formal y ambiental o para elaborar planes de manejo que conduzcan la actividad humana. Los esfuerzos por organizar la población y su quehacer con planes maestros que señalen el qué, cómo, cuándo, con qué y quienes es un ejemplo de proceder correcto en el campo jurídico, administrativo y ejecutivo, y las prácticas de protección realizadas para tratar de eliminar las plagas introducidas son en sí mismas un modelo de trabajo conjunto entre entidades ecuatorianas y extranjeras, entre científicos y manejadores, o un modelo de cómo el hombre puede corregir sus propios errores.

Los chivos han sido ya eliminados de seis islas medianas: Plaza Sur (1961), Rábida (1971), Santa Fe (1971), Española (1978), Marchena (1979) y Pinta (1986), reducidos considerablemente en áreas Críticas de San Cristóbal, Floreana, Santa Cruz e Isabela Sur. El éxito se logró mediante una campaña permanente de cacería que significó tiempo (años de constantes viajes), dinero (miles de dólares) y trabajo esforzado. Por supuesto, podemos decir que las islas donde han sido erradicadas las cabras están recuperando poco a poco su condición natural (Hamann 1978; 1979; Christian and Tracy 1980).

El futuro para las islas grandes depende de nuevos métodos de control y exterminio, por un lado, y por otro de la colaboración que la población humana dé a los programas del parque nacional.

Con el propósito de acabar con los perros, en 1979 inició un programa de eliminación para Isabela Sur y Santa Cruz fundamentado en las recomendaciones de Hans Kruuk luego de su estudio de las poblaciones de perros en Galápagos (Kruuk 1979). La práctica de matanza fue y es la utilización del veneno 1080 (Monofluoracetato de sodio) con gran éxito, pues se logró eliminar más de 600 perros en Isabela y unas decenas en Santa Cruz, librando a tortugas marinas, iguanas, lobos marinos y aves del constante ataque de los canes. Este mismo procedimiento fue empleado años antes para eliminar los perros salvajes de Floreana y San Cristóbal (área poblada) pero en este caso el trabajo fue realizado por los propios habitantes de esas islas.

Para Santiago donde se ha estudiado por 10 años la ecología de los chivos y desde hace más de tres la de los chanchos, se ha diseñado un programa de cacería y envenenamiento para los segundos. El éxito fue notable en los años secos de 1984 y 1985, pero en 1986 se notó un incremento considerable de la población durante la garúa, lo que hace necesario la revisión del programa (M. Cifuentes 1986); es casi segura la utilización de perros de caza, para una acción combinada de estos animales con veneno y bala. Los chivos y asnos deberán ser caza-

dos más tarde, cuando la población de cerdos esté eliminada o en bajo nùmero.

El ganado cimarrón desapareció de Santa Cruz y del área húmeda de San Cristóbal porque los habitantes los cazaron para comer, o los atraparon para aumentar sus hatos. Al sur de Isabela existen todavía varias manadas, con unas 5.000 reses entre los volcanes Cerro Azul y Sierra Negra, cazadas semanalmente en el segundo para abastecer de carne a la población humana de la playa y la zona húmeda.

Las ratas y ratones son un grave problema como en todas partes; no obstante, en Galápagos hemos ensayado métodos de control y exterminio en islotes menores que 1 km2. utilizando venenos anticoagulantes en cebos, más trampas para matar y atraparlas vivas, con éxito en la eliminación de *R. rattus* en Mosquera, Bartholomew y Sombrero Chino. Para el caso de Cerro Pajas, Floreana, donde las ratas impidieron por años la reproducción normal de la Pata Pegada *(Pterodroma phaeopygia)*, se empleó el método de envenenamiento sistemático hasta asegurar la reproducccíón de esta ave marina, con notable resultado: de una baja de 33% anual en el éxito reproductivo en 1980 a la eliminación total de la depredación por ratas y el 100% de éxito (Duffy 1984; Cruz com. pers. 1986).

Para la eliminación de *Wasmannia,* la pequeña hormiga de fuego, se han ensayado cebos mezclados con insecticidas (Sacoto 1981), pero esta técnica no ha sido empleada en las islas por el grado enorme de distribución de esta especie y las dificultades que ésto significa. Sin embargo, en una localidad de la Isla Santa Fe donde se detectó esta hormiga, se empleó una combinación de métodos drásticos una vez definida el área infestada: quema total de la vegetación y posterior rociado con veneno. El éxito es definitivo según las informaciones del equipo de monitoría de la Estación Darwin y el Servicio Parque Nacional Galápagos.

¿QUE HACER PARA EL FUTURO?

Nuestra lucha es permanente por tratar de controlar o eliminar lo que ya está e impedir que ingresen nuevas plagas. Lamentablemente las cosas no son tan sencillas porque a pesar de las prohibiciones se introducen ilegalmente semillas, plantas y uno que otro animal.

Para los gatos no tenemos un programa de control definido hasta tener mejores datos sobre dinámica poblacional, distribución y el daño local que causan; pero durante el envenenamiento a los perros cayeron algunos gatos, dando perspectivas a un programa similar al que se usó con los primeros.

Se dice que hace algunos años a algún habitante de Santa Cruz, un chacrero, se le ocurrió que valdría la pena introducir garrapateros *(Crotophaga ani)* para "eliminar" los parásitos del ganado. Por largo tiempo se vieron pocos individuos más o menos concentrados en unas pocas fincas, pero tras el Año Niño 82-83 la población de garrapateros creció enormemente; ahora se los encuentra en toda el área húmeda de Santa Cruz y hasta en la orilla del mar. Estas aves están comiendo huevos, pichones de pinzones y de otras aves pequeñas. Sin embargo, no estamos muy seguros si fue una introducción o si llegó naturalmente.

Como si todo lo anterior no fuera suficiente, y puesto que viven en Galápagos unos 8.000 habitantes con sus ganados y animales domésticos, no es posible controlar al momento la proliferación de gatos, perros y chanchos en los poblados y fincas, muchos de ellos mal atendidos y convertidos en fuente constante de repoblación de los grupos cimarrones. Más que un trabajo de control o exterminio debemos afrontar un programa de educación a la población, para que entiendan las razones de por qué tener Galápagos libre de plagas y cuiden como es debido a sus animales. Tenemos confianza que resultará, pues en Floreana los habitantes están dispuestos a controlar el número de perros domésticos permitiendo la vasectomía química con digluconato de clorohexidina (Barnett 1985). Cuando se mira con optimismo, los 50.000 chivos eliminados del Isla Pinta, el exterminio de ratas en Mosquera o la muerte de 600 perros al Sur de Isabela, más todos los éxitos con la reproducción de tortugas e iguanas, el Gobierno Ecuatoriano a través del Servicio Parque Nacional Galápagos y la comunidad internacional a través de la Fundación - Estación Charles Darwin, hemos realizado un gran trabajo y hay motivo para estar satisfechos. Sin embargo, 100.000 cabras en Santiago, una población de chanchos en recuperación en la misma isla, la expansión reciente de la rata noruega en Santa Cruz o la proliferación de ratones en Plaza pueden desanimar a muchos. No obstante, ese es el reto permanente y la razón de ser de nuestras organizaciones. Trabajamos permanentemente para

estudiar la ecología y biología de las especies introducidas, experimentamos técnicas de control apropiadas al medio galapagueño; pero necesitamos paciencia, tiempo y mucho dinero.

Hay motivos para ser optimista, no sólo por los éxitos en sí, sino particularmente por lo que significa para los ecosistemas galapagueños ganarle una batalla a las plagas. No creo expresarme mejor que Peter Kramer (1980), Director de Conservación del Fondo Mundial para la Naturaleza, cuando expresa que "... no hay otro archipiélago que al mismo tiempo sea tan aislado, tan extenso tan poco perturbado por el hombre como las Galápagos...", o que Jean Dorst (1972) cuando nos dice, que "Las Islas son todavía taller y vitrina de la evolución y han mantenido la misma importancia hasta el presente, donde gran cantidad de investigación queda por hacerse en varios campos".

Desde 1959 trabajamos por mantener Galápagos en su estado natural, por proteger las especies únicas que allá habitan, por garantizar al visitante una visión real de las islas con sus rarezas y encantos, sin arredrarnos por las hormigas, los torrenciales aguaceros de El Niño ni por los incendios, convencidos de que lo que hacemos beneficia al país que nos permite trabajar y a todo el mundo. Contamos con la ayuda económica de personas con nombres y apellidos y con centenares de anónimos, pero sobre todo, tenemos el apoyo técnico y moral de la comunidad científica internacional.

No importa el grado de optimismo o pesimismo: la realidad es que existen especies, particularmente de animales, que son plagas destructoras de los ecosistemas galapagueños. Su daño puede destruir o cambiar totalmente los ambientes naturales de las islas si no podemos seguir con nuestro esfuerzo a medida de las necesidades. Pero hay un peligro potencial más grave: nuestra propia intrusión en las Galápagos como especie colonizadora, invasora, dominadora y como sociedad mercantilista. De nada servirán los esfuerzos locales e internacionales si la visión corta de la ganancia rápida convierte a las islas en un sector turístico comercial en lugar de lo que realmente es: un sitio del mundo donde la evolución orgánica sigue su ritmo natural, el hombre puede acercarse a los animales sin esperar que huyan, puede aproximarse a sí mismo a través de la contemplación de la naturaleza, puede sospechar el origen de la vida y aprovechar los recursos naturales sin consumirlos; en fin, un lugar del planeta que merece ser dejado como es, para goce, investigación y educación de presentes y futuras generaciones.

REFERENCIAS

BARNETT, B. 1981. Feral dogs of the Galapagos Islands. Informe Anual Estación Científica Charles Darwin: 205-216.

BARNETT, B. 1981. Los perros "ferales" en las Islas Galápagos. Informe Anual Estación Científica Charles Darwin: 204.

BARNETT, B. 1985. Chemical Vasectomy of domestic dogs in the Galapagos Islands. Theriogenoloy 23 (3): 499-509.

BLACK, J. 1973. Galápagos, Archipiélago del Ecuador. Imprenta Europa. Quito.

BOWMAN, R.I. and S.I. BILLEB. 1965. Blood eating in a Galapagos Finch. The Living Bird, 4: 29-44.

BROSSET, A. 1963. Status actuel des mamiferes des îles Galapagos. Mammalia, 27: 323-338.

CALVOPIÑA, L.H. y T. DE VRIES. 1975. Estructura de la población de cabras salvajes *(Capra hircus* L.) y los daños causados en la vegetación de la Isla San Salvador, Galápagos. Revista Universidad Católica. Quito, 3 (8): 219-241.

CALVOPIÑA, L. y F. CARVAJAL. 1980. Biología reproductiva de los chivos salvajes, y crecimiento y desarrollo de la vegetación en cercados permanentes que excluyen el pastoreo de los chivos, en la Isla San Salvador. Informe Anual Estación Científica Charles Darwin: 87-98.

CALVOPIÑA, L. 1983. Introduced Mammals Program: Experimental Control of Rats and Mice in the Urban Area of Santa Cruz. Informe Anual Estación Charles Darwin, en prensa.

CALVOPIÑA, L. 1983b. Estudios realizados y en progreso sobre Mamíferos Introducidos. Informe manuscrito Estación Científica Charles Darwin.

CHRISTIAN, K. and C.R. TRACY 1980. An update on the status of Isla Santa Fe since the eradication of the feral foats. Noticias de Galápagos 31: 16-17.

CIFUENTES, M. 1986. Actividades del Servicio Parque Nacional Galápagos, enero-junio. Informe presentado en la reunión 48a. del Consejo Ejecutivo de la Fundación Charles Darwin.

CLARK, D.A. 1984. Native Land Mammals. In Key Environments, Galapagos: 225-231. Ed. by Roger Perry. Pergamon Press.

COBLENTZ, B.E. 1981. A survey of feral animal populations on Isla Santa Cruz and Isla Santiago, Galápagos. Informe Anual Estación Científica Charles Darwin: 197-203.

COPPOIS, G. 1984. Distribution of bulimulid land snails on the northern slope of Santa Cruz Island, Galapagos. In Evolution in the Galapagos Islands, Ed. By R.J. Berry, 217-227. Reprinted from the Biological Journal of the Linnean Society, Volume 21, N°s 1 and 2; Academic Press.

CRUZ, F., J. CRUZ and J. E. LAWESSON. 1986. *Lantana camara* L., A threat to native plants and animals. Noticias de Galápagos 43: 10-11.

DE LA VEGA, I. 1983. Feeding behaviour and competition between *Wasmannia auropunctata* and native ants. Informe Anual Estación Científica Charles Darwin, en prensa.

DE VRIES, T. y L.H. CALVOPIÑA. 1977. Papel de los chivos en los cambios de la vegetación de la Isla San Salvador, Galápagos. Revista Universidad Católica Quito, 5: (16); 145-169.

DE VRIES, T. 1984. The Giant Tortoises: A Natural History disturbed by man. In Key Environments "Galápagos", edited by Roger Perry: 145-156. Pergamon Press.

DORST, J. 1972. Informe para la Sesión IX (2) Parques y Reservas Insulares. Segunda Conferencia Mundial sobre Parques Nacionales, 18-27 Septiembre.

DUFFY, D. 1984. The endangered petrel of the Galapagos Volcanoes. Noticias de Galápagos 39: 24-27.

ELIASSON, U. 1974. Studies in Galápagos Plants; XIV. The Genus *Scalesia* Arn. Opera Botánica 36.

FOWLER, L.E. 1980. Ecología de la alimentación y población de burros y tortugas galápagos del Volcán Alcedo, Isabela. Informe Anual Estación Científica Charles Darwin: 113-115.

GREEN, D. 1975. Population Ecology of the East Pacific Green Turtle *(Chelonia mydas agassizii)* in the Galapagos Islands. National Geographic Society Research Reports: 463-476.

HAMANN, O. 1975. Vegetational changes in the Galápagos Islands during the period 1966-1973. Biological Conservation 7: 37-59.

HAMANN, O. 1978. Recovery of vegetation on Pinta and Santa Fe Islands. Noticias de Galápagos 27: 19-20.

HAMANN, O. 1979. Regeneration of vegetation on Santa Fe and Pinta Islands, Galápagos, after the eradication of goats. Biological Conservation 15: 215-236.

HAMANN, O. 1984. Changes and Threats to the Vegetation. In Key Environments, Galapagos; 115-131. Ed. by Roger Perry, Pergamon Press.

HOECK, H. 1984. Introduced Fauna. In Key Environments, Galapagos. Ed. by Roger Perry: 233-245. Pergamon Press.

HURTADO, M. 1979. Estudio ecológico de la tortuga negra *Chelonia nydas agassizii* en las Islas Galápagos. Informe Anual Estación Científica Charles Darwin: 86-92.

KASTDALEN, A. 1965. Changes in the Biology of Santa Cruz Island between 1935 and 1965. Publicado en Noticias de Galápagos 35: 7-12.

KOSTER, F. and H. KOSTER. 1983. Twelve days among the "Vampire-Finches" of Wolf Island. Noticias de Galápagos 38: 4-10.

KOSTER, F. and H. KOSTER. 1985. Twelve days among the "Vampire Finches" of Wolf Island. En "El Niño en las Islas Galápagos: el evento de 1982-1983", Edit. por Gary Robinson y Eugenia del Pino, 399-415. Fundación Charles Darwin para las Islas Galápagos, Quito-Ecuador.

KRAMER, P. 1980. ¿Para qué Necesitamos las Galápagos? Suplemento Especial de "El Comercio", Quito, 12 de febrero.

KRAMER, P. 1984. Mand and other introduced organisms. In "Evolutions in the Galapagos Islands", Ed. by R.J. Berry, 253-258. Reprinted from the Biological Journal of the Linnean Society, Vol. 21, N°s 1 and 2; Academic Press.

KRUUK, H. 1979. Ecología y control de los perros salvajes en Galápagos. Informe Anual Estación Científica Charles Darwin: 99-109.

LACK, D. 1947. Darwin's Finches. Cambridge University Press (Edición 1983). London.

LARREA, C.M. 1960. El Archipiélago de Colón (Galápagos). Segunda edición, Casa de la Cultura Ecuatoriana, Quito.

LAURIE, A. 1981. Population dynamics and social organization of Marine Iguanas on Galapagos. Informe Anual Estación Científica Charles Darwin: 112-134.

LUBIN, Y. 1982. Algunos cambios en la fauna de invertebrados de las Islas Galápagos con la invasión de la hormiga colorada, *Wasmannia auropunctata*. Informe Anual Estación Científica Charles Darwin: 56-67.

LUBIN, Y. 1985. Studies of the little fire ant, *Wasmannia auropunctata,* in a Niño Year. En "El Niño en las Islas Galápagos: el evento 1982-1983", Editado por Gary Robinson y Eugenia del Pino: 473-493. Fundación Charles Darwin para las Islas Galápagos, Quito-Ecuador.

MACFARLAND, C.G., J. VILLA and B. TORO. 1974. The Galapagos Giant Tortoise *(Geochelone elephantopus)*. Part I: Status of the Surviving Populations. Biological Conservations, 6(2): 118-133.

PAZMIÑO, O. 1977. Alimentación y actividad diaria de la hormiga colorada *Wasmannia auropunctata* en la Isla Santa Cruz, Galápagos. Revista Universidad Católica Quito, 5 (16): 59-70.

SACOTO, X. 1981. Pruebas de laboratorio para el control de hormiga *Wasmannia auropunctata* mediante la utilización de cuatro cebos. Tesis para la obtención del título de Doctora en Biología, Universidad Central del Ecuador.

SILBERGLIED, R.E. 1972. The "little fire ant", *Wasmannia auropunctata,* a serious pest in the Galapagos. Noticias de Galápagos 19: 13-15.

VAN DER WERFF, H. 1982. Effects of feral pigs and donkeys on the distribution of selected food plants. Noticias de Galápagos 36: 17-18.

WEBER, D. 1971. Pinta, Galápagos: Une île à sauver. Biological Conservation 4: 8-12.

LA CONSERVACION DEL PINGÜINO DE MAGALLANES: UN PROBLEMA DE CONFLICTO E INTERESES QUE REQUIERE DE ARGUMENTOS CIENTIFICOS *

JOSE A. SCOLARO **

ABSTRACT:

A summary of knowledges up to date on the *Spheniscus magellanicus* and its status on the Atlantic continental shore are commented. The total population (excluding T. Fuego) is about 4.300.000 penguins from 21 breeding colonies. The 58% of this nesting are in protected areas or Reserves. Early studies showed some principal factors implicated in the natural regulation of populations: the mean mortality rate of eggs (47%) and the mean mortality rate of chicks (57%), both can be related to nest-density distribution in each colony. The breeding sites now appear to be threatened by: nest and eggs destruction, habitat (vegetation) destruction, oil pollution, introduction of alien predators and competitor (mainly in islands), and increase of human population and tourism. Threats to c. 700.000 penguins are posed by various harbour development projects. Competition with shoal fish industry are not still faced but could be expected in the future when the resource becomes heavier exploited. Actually, the 46% of the estimated population feed in an official close area to commercial fishing. The foraging area represents 7.5% of that area. On the basis of each individual consuption of Anchovy alone es 88 kg. throughout the breeding period, it is possible to estimate that this population of penguins consumes about 18% of maximun sustainable yield of Anchovy's biomass. Historic official records show an irregular exploitation (c. 68.000) but this figure presumably is incomplete. Penguin populations are protected in Argentina since 1974. However, the actual legislation seems weak and insufficient. Recently, a project of exploitation has been requested at the goverment involving the slaughter of annual quotes between 48.000 and 400.000 penguins during 10 years. This project was also inaccurate in fixing the bird classes to be killed. In spite of the impracticability of it from the technical and scientifical point of view, the project was rejected by all public conservationist organizations only on the basis of ethics arguments. The foremost objective is to safeguard the species for the future; it is essential that ethics principles must be supported by arguments arisen from scientifica research.

CONOCIMIENTO ACTUAL DE LAS POBLACIONES

Como señalan Boswall y MacIver (1975) esta especie despertó poco interés entre los investigadores y en consecuencia los estudios disponibles son escasos y fragmentarios. Un auspicioso incremento de trabajos puede documentarse a partir de 1974, en particular en Argentina, donde el gobierno ha apoyado financieramente proyectos de investigación, favoreciendo así un avance en el conocimiento de la bioecología de la especie.

Un objetivo que siempre preocupó a muchos autores fue evaluar el stock poblacional, pero el amplio rango de distribución de la especie ha constituido un serio impedimento. En una reciente revisión, Schlatter (1984) sumariza el estado de las poblaciones en el sector del Pacífico; mientras, se considera de naturaleza desconocida el estado de las poblaciones en el archipiélago de la Tierra del Fuego, el presente trabajo se referirá a las poblaciones del sector Atlántico continental e islas adyacentes.

Considerando una reciente evaluación de Croxall **et al.** (1984) para Islas Malvinas (c. 200.000 aves), junto a nuestra estimación para 21 colonias de reproducción continentales (c. 4.300.000 aves), permite disponer en la actualidad de una más realista numerosidad de la especie en el sector Atlántico. Estas cifras contrastan con algunas evaluaciones previas mencionadas en la literatura: 350.000 aves por Carrara (1952), 8-10 millones de aves por Boswall y MacIver (1975) y 5 millones de pingüinos para Islas Malvinas, por Strange (1972).

Durante el último decenio se enfatizaron en Argentina estudios sobre fases del ciclo biológico anual, madurez sexual, parámetros biológicos y demográficos, dinámica de poblaciones y ecología trófica de la especie. Aunque la mayor experiencia se ha recogido en la colonia reproductiva más numerosa (Punta Tombo), un total de cinco colonias, que involucran el 46% de la población total (Fig. 1), se han examinado con bastante intensidad (Scolaro 1980, 1984).

* Proyectos Ecología Trófica del Pingüino de Magallanes, SECYT-CONICET y Universidad Nacional de la Patagonia S.J. Bosco. Centro Nacional Patagónico, Puerto Madryn 9120, Argentina.
** Casilla de Correo 69. 9120 Puerto Madryn, Argentina.

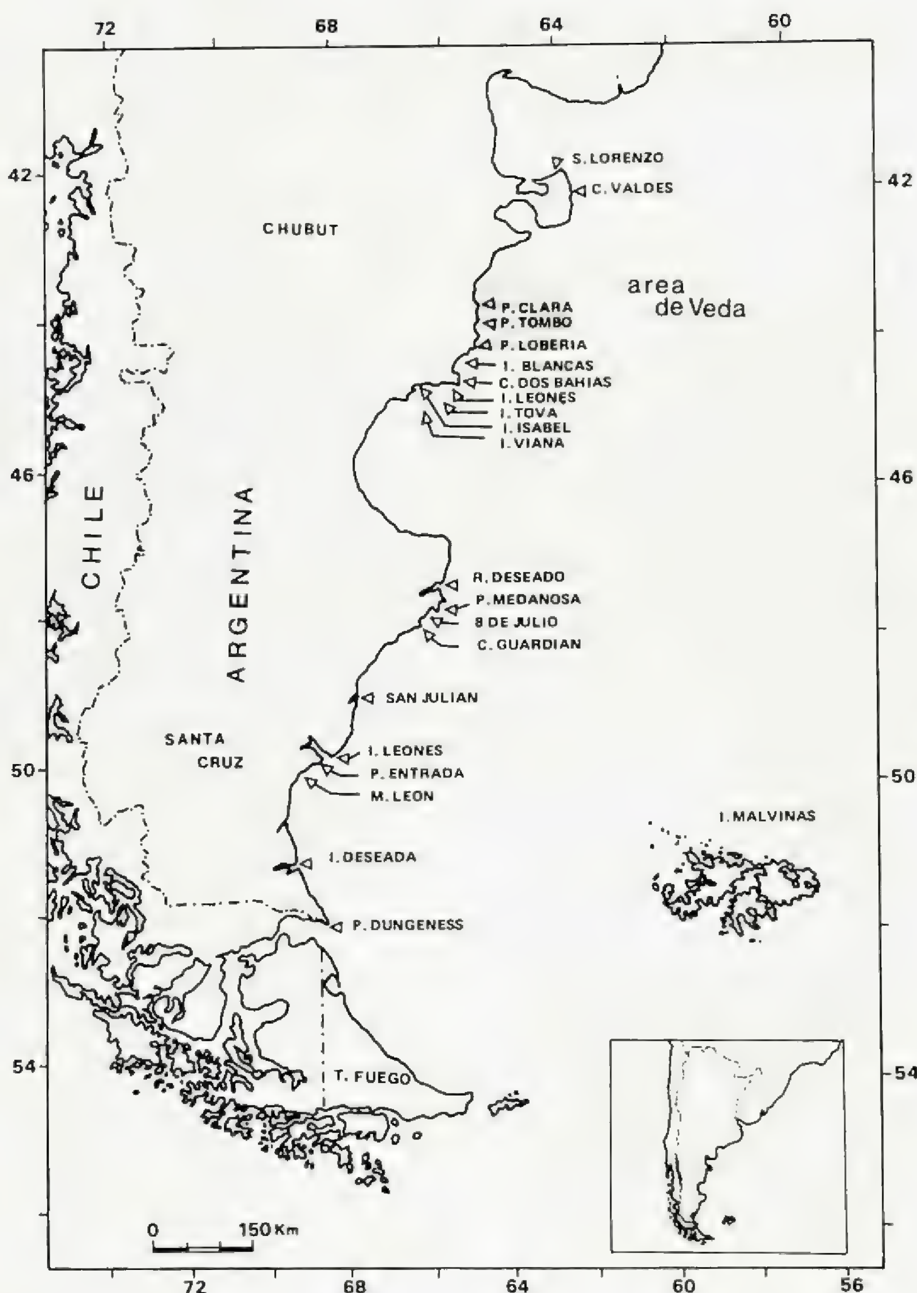


Fig. 1. Distribución de las colonias de reproducción del pingüino de Magallanes en la costa atlántica continental y área oficial de veda a la pesquería comercial.

Un objetivo inicial fue desarrollar una metodología comparativa para evaluar los stocks poblacionales, habida cuenta de la diversidad de criterios utilizados por varios autores y lo subjetivo de las estimaciones propuestas (i.e. para P. Tombo, rango entre 500.000 y 5 millones)(Scolaro et al. 1979, 1984a, 1984b).

Los registros realizados en todas las colonias estudiadas, para las tasas demográficas, vinculan a éstas estrechamente con la densidad de nidificación (Scolaro 1984; Scolaro et al. 1979). Un examen de seis períodos reproductivos consecutivos muestran una tasa promedio de mortalidad de huevos de 47%, siendo sus causales principales, las deserciones de la pareja (70%) y la predación (30%), realizada principalmente por tres especies de gaviotas (Laridae) (Scolaro 1985). La tasa promedio de mortalidad de pichones, desde el nacimiento al reclutamiento muestra un 57%. En la Fig. 2 se presentan las frecuencias de

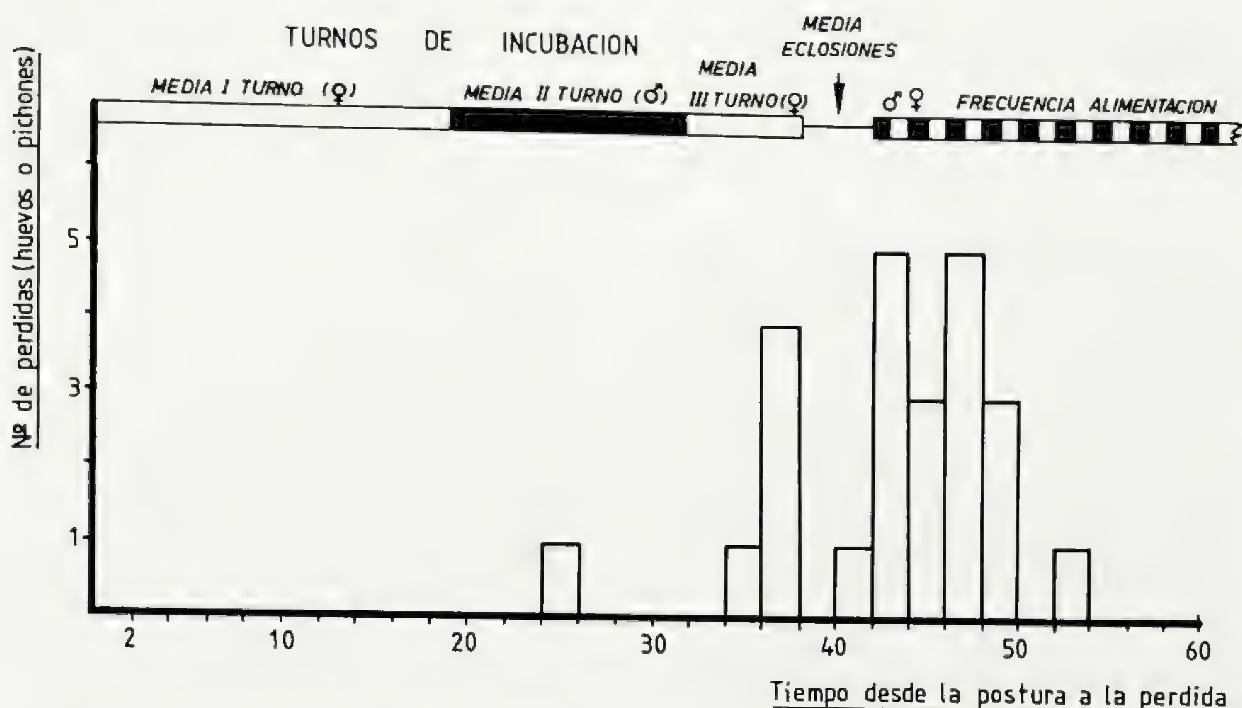


Fig. 2. Frecuencias de pérdidas de huevos y pichones durante la incubación y fase del cuidado parental en la crianza (N = 37 huevos).

pérdidas de huevos y pichones durante la incubación y primera parte de la fase del cuidado parental. Un estudio de la probabilidad de muerte de los pichones en base a la función de riesgo (Benedetti et al. en Dixon 1981) muestra a través del período de crianza cuatro picos de máxima, vinculándose a: 1) primeros 5 días, por deserciones de los padres, alimentación diferencial al primer pichón nacido y predación; 2) formación de guarderías, por desencuentros padres-hijos y retraso en la provisión del alimento; 3) muda del plumón, por gasto fisiológico que provoca la muerte en individuos débilmente nutridos, y 4) desde 70-85 avo día, por deserción de los padres, desnutrición y ayunos prolongados.

Un estudio realizado en P. Tombo en base a una adecuada serie cronológica de parámetros demográficos, permitió ajustar un modelo de simulación determinístico con subordinación de las tasas de mortalidad a mecanismos denso-dependientes (densidad de nidificación). El análisis de los datos por medio de este modelo reprodujo satisfactoriamente las tendencias cíclicas observadas en el campo y fortaleció la idea de que las estrategias demográficas de la especie están firmemente estructuradas, aún en contra de perturbaciones artificiales de magnitud (Scolaro et al. 1981). La especie muestra asimismo una notable capacidad adaptativa a los climas templado-fríos de la región patagónica, soportando grandes amplitudes térmicas y el efecto de excepcionales tormentas. Estas últimas producen altísimas mortandades de huevos y pichones (en 1976, en P. Tombo, una precipitación superior en 150% a la media de los últimos 20 años produjo el 95% de mortalidad de pichones; tormentas similares en 1984 produjeron 86% de mortalidad) (Scolaro 1983).

FACTORES IMPLICADOS EN LA EVOLUCION DE LAS POBLACIONES

La especie fue objèto de caza desde el siglo XVII, bien como actividad única o como complemento de la explotación de pinípidos y ballenas. La mayoría de las colonias actuales fueron sometidas a explotación, pero a juzgar por la escasa documentación disponible, la actividad no parece haber tenido el desarrollo que alcanzó en otras regiones (i.e. Islas Malvinas). A partir de 1938 el gobierno argentino establece normas legales que regulan los permisos de explotación; ésta se desarrolló en forma irregular con sólo 58.158 ejemplares cazados durante 1946/55 (Godoy 1963). Cabe notar cierta precariedad en los registros, como resultado de deficientes mecanismos de control y

ausencia de adecuadas comunicaciones entre el organismo administrativo y el sitio de explotación; en consecuencia, se estima que las cifras apuntadas pudieron ser considerablemente mayores. La última concesión data de 1970, con un permiso de faena de 20.000 ejemplares solamente ejecutado en un 50%.

En 1974 mediante adecuada y oportuna legislación Nacional y Provincial, se protegió en forma indefinida a la especie y se crearon Reservas Faunísticas. En la actualidad el 58% de la población total estimada, nidifica en áreas de Reserva o protegidas bajo diverso régimen legal. No obstante, el sistema es aún imperfecto; con frecuencia se denuncia la caza clandestina (souvenirs, cebos de trampas centolleras) y algunas Reservas muestran ahora un mayor grado de perturbación a causa de actividades recreativas humanas (turismo).

Algunos factores amenazan localmente a varias colonias. Se comprobó la destrucción intencional de nidos y huevos por parte de campesinos que consideran a las madrigueras una molestia para el pastoreo del ganado. A su vez, el incremento de la actividad ganadera ovina y sus operaciones provocan disturbios y rotura de los nidos. La extracción de arbustos leñosos para combustible ocasiona la destrucción del hábitat, de crucial importancia para la reproducción de los pingüinos. La introducción de conejos domésticos contribuyó a la degradación del hábitat en las Islas Tova y Tovita. También se ha señalado en estas últimas la introducción de un predador natural de la especie, el Peludo *(Chaetophractus villosus).*

Las comunidades vegetales patagónicas, predominantemente del tipo xerófilo, presentan una relativa frágil estructura, además, el suelo en la vecindad de la costa muestra frecuentemente presencia de médanos; en consecuencia, se favorece la erosión eólica y la pérdida del tapiz leñoso impide la construcción de nidos bajo su dosel (Scolaro 1983).

También un creciente incremento de la actividad turística clandestina sobre colonias de pingüinos sin vigilancia en la Península Valdés, y la construcción del gasoducto que cruza el Estrecho de Magallanes por Punta Dungeness que provocó una considerable destrucción de nidos creando un foco de erosión que amenaza a la colonia allí existente- son claros ejemplos de disturbios causados por la actividad humana.

Aunque no se dispone de estudios específicos, el aumento de la actividad petrolera y naviera de transporte asociada, incrementará el riesgo de una aguda y crónica contaminación (durante 1982, la tasa de mortalidad de pingüinos por el petróleo fue de 0.23%). Recientes promociones del gobierno, con planes de desarrollo industrial en regiones costeras y ampliación/construcción de puertos, amenazan de contaminación y disturbio para una población de c. 700.000 pingüinos que nidifican en las inmediaciones.

Asimismo, el fomento de la actividad pesquera comercial puede constituir a mediano plazo un foco de conflictos. Análisis de la alimentación de la especie en P. Lobería (Chubut) establecen una dieta fundamentalmente basada en Anchoíta *(Engraulis anchoita)* y Calamares *(Loligo sp., Illex sp.)*, pescados en aguas costeras y a una profundidad no mayor de 30 metros (Scolaro et al. 1985). En la actualidad la extracción anual argentina es poco relevante (en 1984 : 38.800 Ton.) respecto a la biomasa potencialmente capturable (1.8 millones de Ton. Ciechomski *et al.* 1983). Estudios preliminares sugiéren un período de tres horas para la digestión del 50% del volumen total de ingesta de Anchoíta y si además se considera una velocidad media de natación similar a la del Pingüino del El Cabo *(Spheniscus demersus)* (6.3 km/h; Nagy *et al.* 1984), la distancia máxima a la costa, de la cual se alejaría un pingüino adulto durante la fase de crianza de sus pichones, no sería mayor de 15 kilómetros. En consecuencia, las poblaciones de las tres principales colonias (P. Tombo, P. Clara y P. Lobería) con c.1.950.000 aves, o sea 46% de la población total, se alimentaría en un Area de Veda a la pesca comercial (Octubre-Febrero) establecida por el Gobierno entre las Latitudes 43º30' y 44º30' y desde la costa hasta los 63º30' de Longitud W. El área de forrajeo de la especie representaría sólo el 7.5% del área total de veda.

Resultados provisorios de estudios que se encuentran en realización sugieren que, de acuerdo al principal componente de la dieta (Anchoíta), al volumen promedio de ingesta (88 kg/indiv.), durante el período reproductivo (210 días), la población estimada consumiría en el área de forrajeo un total de aproximadamente 171.600 Ton. de Anchoíta. El volumen total de ingesta poblacional no superaría el 18% de la biomasa de captura máxima sostenible de la presa mencionada, lo que es consistente con valores estimados para otras aves marinas y sus presas (Furness y Ainley 1984). Estudios más detallados, se llevan a cabo sobre

la ecología trófica de poblaciones que se alimentan fuera del Area de Veda.

En cuanto a la mortalidad natural por predación, ya se ha mencionado el efecto de los predadores aéreos. Aunque se carece de una evaluación particular, la incidencia de los carnívoros terrestres (Zorro Colorado, Zorro Gris y Gatos Monteses) es ínfima (Scolaro 1985). Frecuentemente se argumenta que el sorprendente aumento poblacional experimentado por algunas colonias de pingüinos se debería a una drástica disminución de las poblaciones de los predadores; éstos son objeto de una caza intensiva, por ser considerados algunos como plaga de la ganadería. Factores económicos actualmente contrubuyen a ello (el valor de venta de 10 pieles de Zorro Gris, *Dusicyon griseus*, equivalen al salario mensual de un peón de campo). Sin embargo, el aumento demográfico de las poblaciones de algunas colonias de Península Valdés (Perkins 1984 : 6-7 veces cada tres años), no parece obedecer a la disminución de predadores sino más bien a otros factores, como a un movimiento de naturaleza desconocida que promueve la migración desde el sur hacia el norte.

VULNERABILIDAD DE LAS POBLACIONES

Respecto al status actual de conservación de la especie, la misma se encuentra garantizada en Argentina por el Decreto 1216/74 que específicamente prohibe la caza de pingüinos hasta tanto finalicen los estudios que se llevan a cabo. Sin embargo existe vulnerabilidad de las poblaciones a causa de cierta debilidad de la legislación vigente, que periódicamente promueve a la discusión entre las potestades nacional y provinciales. Basados en ello, mediante excusa con distintos argumentos, con frecuencia se solicitan permisos de explotación. El expediente más reciente (1981) fue objeto de una prolongada polémica de profusa difusión periodística. Un examen crítico de esta experiencia permite extraer conclusiones acerca de los requerimientos para una adecuada conservación de la especie.

A efectos ilustrativos se destaca que el proyecto mencionado procuraba la fabricación de un concentrado proteico para el consumo, con alta concentración de aminoácidos esenciales. La capacidad operativa se iniciaba con una faena de 48.000 pingüinos incrementándose hasta 400.000 ejemplares anuales y por el término de 10 años. Además, la selección de pingüinos a faenar se basaba en una denominada "población expectante", que por razones no expuestas, no se reproduciría en cada colonia durante el período reproductivo.

Esta indefinición de la categoría de aves no reproductoras, suponía una peligrosa consecuencia sobre la estabilidad de las poblaciones. Clases de edad juveniles e inmaduros sexuales, representan piezas fundamentales para las tasas de reposición y crecimiento anual de una población (Scolaro *et al.* 1981).

La debilidad de los argumentos esgrimidos sugerían una alta vulnerabilidad al proyecto mencionado. Además, los conocimientos previos disponibles sobre la especie aconsejaban lo irrealizable del mismo. Sin embargo, en las críticas y razones de su impugnación primaron los considerandos ético-conservacionistas, antes que sólidos argumentos técnico-científicos. El apresuramiento de las organizaciones conservacionistas más interesadas en defender sus principios que procurar discutir la debilidad de proyecto, avasalló a la opinión pública y produjo un prolongado desgaste y una innecesaria pérdida de crédito y prestigio ante los funcionarios de Gobierno.

COMPATIBILIZACION DE ARGUMENTOS CIENTIFICOS Y CONSERVACIONISTAS

Frecuentemente en el planteo de la discusión sobre un recurso natural, no se definen dos posiciones (si/no) como podría sugerir la lógica, al contrario se plantean casi siempre cuatro posiciones. Los conservacionistas adoptan una postura extrema similar a la de los ecologistas, basados en conceptos morales y éticos. Sus argumentos tienden a humanizar la vida animal y consustanciados con cierto sentido de milicia, con frecuencia se abstraen de la realidad y descreen de la capacidad humana para interpretar y manejar los procesos naturales. Los científicos o raciolistas, procuran encontrar una fórmula que compatibilice la preservación de recurso con un rendimiento sostenido del mismo. El problema que deben afrontar es que definir esa fórmula requiere muchos años de estudio, que generalmente superan las expectativas del interés de los sectores. Los utilitaristas mantienen una posición realista que resulta lógica porque ubican al hombre como ob-

jetivo central y receptor de los beneficios. Sus argumentos son económicos y matemáticamente demostrables y, en el plazo inmediato resultan difíciles de rebatir. Los políticos, tienen una posición expectante. Su objetivo es lograr el desarrollo del sector sobre el cual tienen la responsabilidad temporal de administrar. Su visión del problema y del tiempo es diferente y a veces no se conjuga con los demás sectores interesados. Ante el problema concreto y la puja de los bandos en imponer sus posiciones, se sienten inclinados a adoptar soluciones intermedias, transitorias, sin fundamento, que desembocan por mal control en un nuevo problema; en mayor o menor grado, siempre el recurso y su ecosistema reciben algún perjuicio.

La naturaleza está siempre expuesta potencialmente en los países en desarrollo a la propuesta de proyectos que generan expectativas de bienestar económico sin considerar la pérdidida de calidad del ambiente. La construcción de puertos, la prospección de cuencas petroleras, el trazado de caminos y lugares de esparcimiento, son sólo ejemplos que a mediano plazo afectarán directa o indirectamente a algunas poblaciones del Pingüino de Magallanes, una especie a que se ha referido como modelo.

Solo los argumentos estructurados sobre la base de resultados obtenidos a través de investigación neutral, significan un obstáculo difícil de ignorar. Es necesario entonces que conservacionistas e investigadores persigan fines comunes, con total asepsia de posiciones extremas, para brindar las herramientas útiles para la toma de decisiones a los organismos político-administrativos.

AGRADECIMIENTOS:

A los Drs. C.H. Zaro y L.A. Badano, Tecs. J.A. Upton y C.N. Beloso, colaboradores y coautores de muchos trabajos mencionados en el texto, por permitirme utilizar alguna información no publicada aún. A los Drs. R.P. Schlatter y F. Sáiz por su imponderable apoyo y gestión para mi participación en el Congreso. A la World Wildlife Foundation por su valiosa cooperación y apoyo financiero a mi participación.

REFERENCIAS

BOSWALL, J. and D. MACIVER 1975. The Magellanic Penguin *Spheniscus magellanicus.* Pp. 271-305, in The Biology of Penguins, B. Stonehouse Ed., University Park Press, London.

CARRARA, S. 1952. Lobos marinos, pingüinos y guaneras del litoral marítimo e islas adyacentes de la República Argentina. Univ. Nac. La Plata, Fac. Cs. Veterinarias (mimeogr.): 151-162.

CIECHOMSKY, J.D., R.P. SANCHEZ, C.A. LASTA y M.D. ERLICH 1983. Distribución de huevos y larvas de Anchoíta *(Engraulis anchoita)* y de Merluza *(Merluccius hubssi)*. Evaluación de sus efectivos desovantes y análisis de los métodos empleados. Contrib. Instit. Nac. Invest. y Desarr. Pesq. 432: 3-37.;

CROXALL, J.P., S. MAC INNES and P.A. PRINCE 1984. The status and conservation of seabirds at the Falkland Islands. Pp. 271-291, in Status and Conservation of the World's Seabirds, J.P. Croxall, P.G.H. Evans and R.W. Screiber Eds., ICBP Tech. Pub. 2, Cambridge, England.

DIXON, W.J. 1981. (Ed.) BMDP Statistical software. Univ. California Press, Berkeley, USA: 555-575.

FURNESS, R.W. and D.G. AINLEY 1984. Threats to seabird populations presented by commercial fisheries. Pp. 701-708, in Status and Conservation of the World's Seabirds, J.P. Croxall, P.G.H. Evans and R.W. Schreiber Eds., ICBP Tech. Pub. 2, Cambridge, England.

GODOY, J.C. 1963. Fauna silvestre. Evaluación de los recursos naturales argentinos. Cons. Federal de Inversiones, Bs. Aires, 8 (1-2): 135-159.

MINISTERIO DE COMERCIO E INTERESES MARITIMOS (Rep. Arg.) 1981. Subsecretaría de Pesca. Expediente Nº 40.321/81, ref. HINODE S.R.L., Buenos Aires.

NAGY, K.A., W.R. SIEGFRIED and R.P. WILSON 1984. Energy utilization by free-ranging Jackass Penguins, *Spheniscus demersus.* Ecology 65 (5): 1648-1655.

PERKINS, J.S. 1984. Breeding ecology of Magellanic penguins *Spheniscus magellanicus* at Caleta Valdés, Argentina. Cormorant 12: 3-13.

SCOLARO, J.A. 1980. Estado actual de las investigaciones sobre poblaciones del Pinguüino de Magallanes *(Spheniscus magellanicus)* y otras aves marinas. Pp. 121-127, in Recursos Marinos Costeros en la Argentina, Secr. Estado Ciencia y Tecnol. SECYT Ed., Bs. Aires.

SCOLARO, J.A. 1983. The ecology of the Magellanic Penguin *(Spheniscus magellanicus)*. A long-term population and breeding study of a temperate-latitude penguin in southern Argentina. M. Phil. Thesis. University of Bradfor, England.

SCOLARO, J.A. 1984. Revisión sobre biología de la reproducción del Pingüino de Magallanes *(Spheniscus magellanicus)*. El ciclo biológico anual. Cent. Nac. Patag. Contribución 91: 1-26.

SCOLARO, J.A. 1985. Vertebrate species associated to breeding sites in a colony of Magellanic penguins *(Spheniscus magellanicus)* (Aves: Spheniscidae). Hist. Nat. 5 (2): 23-24.

SCOLARO, J.A., M.A. HALL, I.M. XIMENEZ y O. KOVACS 1979. El Pingüino de Magallanes *(Spheniscus magellanicus)*. I. Evaluación y estratificación de densidades de su población en Punta Tombo, Chubut, Argentina. Rev. Museo Arg. Cs. Naturales B. Rivadavia, S. Ecol. 2 (4): 89-102.

SCOLARO, J.A., J.O. ARES, E. ALESSANDRIA, S. ESTECONDO, C. GHERSA, M. GOMEZ, M.S. HOFFMEYER, M.S. OROZCO STORNI, A. PEREZ y J. ZAVATTI 1981. El Pingüino de Magallanes *(Spheniscus magellanicus)*. VIII. Aspectos de la dinámica de su población en Punta Tombo (Chubut). Hist. Nat., Corrientes, Arg. 2 (2): 5-20.

SCOLARO, J.A. y L.M. ARIAS DE REYNA 1984a. Principales factores ecológicos que afectan la nidificación del Pingüino de Magallanes *(Spheniscus magellanicus)* en la colonia de Punta Tombo. Cent. Nac. Patag. Contribución 97: 1-14.

SCOLARO, J.A., L.A. BADANO y J.A. UPTON 1984b. Estimación de la población y estructura de la nidificación de *Spheniscus magellanicus* en Punta Lobería, Chubut (Aves: Spheniscidae). Hist. Nat., Arg. 4 (24): 229-240.

SCOLARO, J.A. and L.A. BADANO 1985. Diet of the Magellanic Penguin *Spheniscus magellanicus* during the chick-rearing period. Cormorant 13 (in press).

SCHLATTER, R.P. 1984. The status and conservation of seabirds in Chile. Pp. 261-269, in Status and Conservation of the World's Seabirds, J.P. Croxall, P.G.H. Evans and R.W. Schreiber Eds., ICBP Tech. Pub. 2, Cambridge, England.

STRANGE, I.J. 1972. In: The Magellanic Penguin *Spheniscus magellanicus* by Boswall J. and D. MacIver. Pp. 271-305, in The Biology of Penguins, B. Stonehouse Ed., Univ. Park Press, London.

An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso, 17: 121 - 122, 1986

LOS VERTEBRADOS COMO PLAGAS EN LATINOAMERICA

DONALD ELIAS

Los animales más conocidos son los vertebrados aunque solo representan el 3 o 4% el reino animal (Darlington 1966). Se presentan de varios modos: algunos viven en la tierra, otros en el agua; unos son de sangre caliente, otros de sangre fría; algunos pueden volar, otros no; unos son estrictamente herbívoros, otros carnívoros u omnívoros y aún otros estrictamente hematófagos. Hay cinco clases principales de vertebrados: mamíferos, aves, reptiles, peces, y anfibios. ¿En cual de estos grupos se pueden incluir a los "vertebrados plaga"? La realidad es que todos los grupos han sido considerados como plagas en una u otra ocasión. Cualquier animal puede entrar en conflicto con los intereses o el bienestar del hombre, a asi llegan a ser clasificado como "plaga".

Aunque la biología de algunas especies es bien conocida, información sobre la mayoría de vertebrados neotropicales es bien limitada. Algunos se conocen solamente con base a uno o dos ejemplares capturados por varios museos. Otros son más comunes pero falta información básica sobre su distribución geográfica, sus hábitos alimenticios, habitats preferidos, y ciclos de vida. Esto puede ser consecuencia de la enorme cantidad y variedad que encontramos en la región zoogeográfica neotropical. La región neotropical es, sin duda, la más variada y diversa (Dorst 1967). La diversidad ecológica es causada por varios factores: dos tercios del continente Sud Americano consiste en vastos llanos con una altura de no más de 300 msnm; esto se contrasta con un rango montañoso que no tiene rival en su largo y solamente los montes Himalaya de Asia son más altos. Hay numerosos ríos, incluyendo el más grande del mundo en términos de volumen y área de su cuenca. El resultado es una diversidad extrema del clima, vegetación, y fauna.

La fauna es tan diversa y tan diferente de otras partes del mundo como el aspecto físico (Dorst 1967; Keast 1972), y es caracterizada por muchos grupos indígenas. Sud América tiene la avifauna más rica del mundo, la que incluye por lo menos un cuarto de todas las especies conocidas (Darlington 1966; Dorst 1967); apróximadamente la mitad de las 67 familias representantes son indígenas. Asimismo, los mamíferos son notablemente diferentes de mamíferos de otras áreas zoogeográficas; 89.5% de los mamíferos neotropicales son nativos (Herstkovitz 1958).

Como se ha indicado, cualquier animal vertebrado puede ser considerado como plaga si está en conflicto con los intereses del hombre. Pero ¿cómo se desarrollan estos conflictos? En general, es el resultado de la actividad del hombre cuando origina desequilibrios ecológicos; en casi todos los casos está involucrado un organismo exótico. En la Tabla 1 se presentan varios ejemplos de plagas y los organismos afectados.

Tabla 1. Ejemplos de conflictos entre un animal vertebrado y los intereses del hombre. En cada caso las actividades del hombre han originado desequilibrios ecológicos.

Plaga	Organismo afectado
Vampiro (nativo)	Ganado (exótico)
Conejos (exóticos)	Plantas (nativos)
Rata (nativo)	Pinos(exóticos)
Mangosta (exótico)	Pájaros (nativos)
Rata (exótico)	Cultivos, productos almacenados
Pájaros (nativos)	Palma (exótico)
Ganado (exótico)	Plantas (nativos)
Pájaros (exóticos)	Cultivos (nativos o exóticos)
Pájaro (nativo)	Cultivo (nativo)
Ratón (exótico)	Cultivos, productos almacenados

Cuando se habla de plagas, en la mayoría de los casos se asocian con la agricultura. Sin embargo, la importancia del tema y los efectos, directos o indirectos, de las plagas vertebradas son muy amplios e influyen, además de la producción agrícola, áreas como salud pública, el sector económico de varias industrias y el bienestar de varias especies de flora y fauna silvestres--algunas de ellas amenazadas por acción de animales exóticos que se han convertido en "plagas vertebradas". En otras ocasiones, los métodos usados para tratar de controlar una plaga vertebrada resultan en daños significativos a especies benéficas.

Denver Wildlife Research Center, APHIS/USDA, Denver, Colorado U.S.A.

Estos problemas no son nuevos. Los antropólogos han encontrado evidencias de el impacto de plagas vertebradas en siglos pasados: por ejemplo, el siguiente párrafo señala la preocupación de los agricultores peruanos del siglo XVI en relación a la protección de sus cultivos de las plagas vertebradas (Rhoades y Bidegaray 1983)

> "...y en tiempo de sembrar hasta madurar se ha de guardar la sementera de maíz y papa y de otras comidas y frutas del ganado de la zona, del venado, de la zorrilla, de los pájaros, de la pérdiz, de los papagayos y de los ladrones..." (Felipe Guaman Poma de Ayala, 1583-1615)

En clases de historia en el colegio hemos leído cuentos sobre "la muerte negra" en Europa durante el siglo XIV. La peste bubónica causó la muerte de miles de personas. Actualmente esta enfermedad es prevalente en Sud América y es endémica en varios países de America Latina.

Es evidente el impacto que las plagas vertebradas han tenido y pueden tener en el futuro. Varios científicos y otros expertos concluyen que varios tipos de plagas (incluyendo plagas vertebradas) son cada vez más notorias y es posible que aumentarán en el futuro (Natl. Acad. of Sciences 1970).

Por estas razones, creo que debemos obtener conocimientos más profundos sobre las plagas vertebradas, los que nos permitirán formular planes específicos en cada caso; el Congreso Latinoamericano de Zoología es un foro ideal donde discutir este tema.

REFERENCIAS

DARLINGTON, P.J., Jr. 1966. Zoogeography: The Geographical Distribution of Animals, John Wiley & Sons. Inc., New York.

DORST, J. 1967 South America and Central America, A Natural History, Random House, New York.

HERSHKOVITZ, P. 1958. A geographical classification of neotropical mammals, Fieldiana Zool., 36: 581.

KEAST, A. 1972. Comparisons of contemporary mammal faunas of southern continents, in Evolution, Mammals, and Southern Continents, A. Keast, F. C. Erk, and B. Glass, Eds., State Univ. of New York Press.

NATL. ACAD. OF SCIENCES. 1970. Vertebrate Pests: problems and control. National Academy of Sciences, Washington.

RHOADES, R.E. y P. BIDEGARAY. 1983. Aspectos socio-económicos de las plagas vertebrados: Tradición y cambio. Symposium: Zoología Económica y Vertebrados Como Plagas de la Agricultura, IX Congreso Latinoamericano de Zoología. Arequipa, Perú.

An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso, 17: 125 - 127, 1986

LA INVESTIGACION SOBRE DAÑO DE VERTEBRADOS (AVES Y MAMIFEROS) EN PAISES EN DESARROLLO

DANILO VALENCIA

Evaluaciones preliminares y algunos estudios económicos señalan que aves y mamíferos están involucrados en daños causados a cultivos agrícolas y ganadería en diversos países localizados principalmente en el cinturón tropical.

En muchos casos como en el de roedores y vampiros, los daños económicos no son tan importantes como el impacto social causado por la zoonosis o transmisión de enfermedades a la población humana.

Justificaciones técnicas, económicas y sociales han originado serias inquietudes entre técnicos, en su mayoría de países en desarrollo, para iniciar trabajos que permitan disminuir o controlar el daño causado por los vertebrados plaga a la diferentes industrias agropecuarias.

Limitaciones de tipo técnico, cultural y económico han sido frecuentes barreras enfrentadas por los investigadores para proyectar estudios que ofrezcan solución a estos problemas.

En muchas ocasiones factores económicos y sociales han determinado que en los países en desarrollo, los objetivos para el control de vertebrados plaga sean diferentes a aquellos en los países desarrollados. Por otra parte, mucha de la tecnología generada en Estados Unidos o Europa para el manejo del problema con vertebrados no puede ser aplicada en países en vías de desarrollo, debido generalmente a las diferencias en las condiciones climáticas o ecológicas que traen consigo problemas con características especiales para cada zona.

El objetivo del presente trabajo-ponencia, es mostrar o señalar las más importantes limitantes encontradas como investigador en los trabajos sobre biología y control de aves y mamíferos en cultivos y ganadería. Al tiempo se desea discutir posibles técnicas ofrecidas como alternativa para el estudio del problema de vertebrados en países aún no tecnificados o en vías de desarrollo.

PROTOCOLOS PARA PRUEBAS CON PLAGUICIDAS

La EPA*, ha diseñado protocolos destinados a determinar la eficacia de productos para el control de aves y mamíferos. Estos protocolos son en su mayoría complejos y exigentes para ser llevados a cabo en instituciones en donde el factor económico es tal vez el mayor limitante. Las razones para esto se basan en el hecho de que los protocolos requieren equipo y material de alto costo y de difícil consecución. Por ejemplo, las pruebas de eficiencia para raticidas bajo condiciones de laboratorio exigen temperatura, luz y humedad relativa controladas, para lo cual se necesitan laboratorios o estructuras especiales con equipos que generalmente (por su alto costo) no son aprobados en una lista de prioridades de gastos para un proyecto de investigación. Las dificultades para importar o conseguir los equipos, también influyen en esta decisión.

Situación similar se presenta con los materiales recomendados como mezclas o cebos para raticidas a base de productos exóticos y casi imposibles de obtener en nuestro mercado como es el caso del aceite y la mantequilla de maní, que aunque fueran estudiados a nivel experimental, jamás existiría la posibilidad de ser usado a nivel comercial, ni siquiera a nivel casero.

Para el desarrollo de estas evaluaciones los técnicos del Instituto Colombiano Agropecuario, ICA han optado por eliminar aquellas condiciones que exijan equipos o inversiones de difícil financiación, limitándose a llevar a cabo los trabajos bajo condiciones ambientales del laboratorio corriendo el riesgo de alterar los resultados de las pruebas, si es que algún riesgo se corre para el caso explicado. Para las pruebas de cebos y atrayentes se ha optado por el uso de aceites y cereales de consumo local o familiar.

En general las pruebas originadas en los protocolos de la EPA han sufrido ajustes

Ing. Agrónomo, M.Sc. Proyecto Control de Vertebrados. ICA-CNI Palmira, Colombia. A.A. 233

* Siglas en inglés de Environmental Protection Agency.

radicales tanto en los equipos como en la metodología que permitan ahora al ICA realizar las pruebas de eficiencia con raticidas presumiblemente sin afectar o alterar los resultados, alcanzando así los objetivos que se persiguen en este tipo de pruebas.

PRUEBAS DE CAMPO

En investigación el diseño experimental es tal vez el paso más importante para el desarrollo de los trabajos, dentro del cual es necesario incluir muestras al azar, tratamientos, repeticiones y lotes testigo.

En el caso de algunas pruebas con aves, el diseño de campo debe incluir lotes grandes (> 0,25 ha), la mayoría de los cuales (incluyendo el lote testigo) no deben tener protección contra las aves, buscando un libre accionar de éstas. Convencer a un agricultor para que permita ensayos sin protección (lotes testigo) en sus lotes comerciales con pleno conocimiento del riesgo de pérdidas económicas, es una difícil labor; en la mayoría de los países en desarrollo, como es el caso de Colombia, el gobierno no subsidia esta clase de pérdidas, lo cual finalmente limita el trabajo del investigador. Por otra parte la falta de personal calificado retrasa la toma y el análisis de muestras en lotes grandes ya que en la mayoría de los casos las muestras que además de ser voluminosas, requieren de tiempo adecuado para su análisis. Algunos tratamientos (si no todos) exigen estar localizados distantes uno de otro y todos distantes tanto de sus repeticiones como del lote testigo. Esta situación muy común en el caso de repelentes químicos, no es fácil de obtener ya que la mayoría de las granjas o fincas no tienen el área adecuada que permita ubicar lotes suficientemente separados como para evitar influencias entre tratamientos, repeticiones y lote testigo o control.

Estas y otras dificultades en el diseño experimental han sido obviadas por los técnicos del ICA con "estrategias" que permiten, en muchos casos, pasar por alto reglas que la estadística exige en una metodología de la investigación. Por ejemplo, aprovechando las siembras semestrales o bianuales que se hacen en los países tropicales, las repeticiones de los tratamientos se pueden lograr haciéndolos de nuevo (repitiéndolos) en cada semestre y en el mismo lote; ésto aunque probablemente no va a ofrecer las mismas condiciones ambientales (clima, humedad, temperaturas) al menos presenta la alternativa de hacer las repeticiones estadísticas.

En esta misma forma el volumen de las muestras y del trabajo estadístico disminuye para cada semestre, lo cual permite un mejor manejo y análisis que si se tomara el conjunto total de las muestras en un solo semestre.

Para el caso de los diferentes tratamientos, se ha sugerido el uso de un lote por cada granja o finca, siempre y cuando las condiciones ecológicas y época de ataque de aves sean similares, debido principalmente a la dificultad para conseguir varios lotes experimentales (sin protección) en una misma granja.

LIMITACIONES ECONOMICAS

Una de las conclusiones y recomendaciones del ICA para el control de aves en zonas agrícolas del Valle del Cauca es la de establecer épocas fijas de siembra de los cultivos afectados con el fin de que la población de aves se distribuya en todas las áreas de siembra y/o de cosecha, minimizando el daño a niveles económicamente soportables. Sin embargo, un alto porcentaje de agricultores de las zonas afectadas no disponen de equipos de siembra de riego o de cosecha que les permita ponerse de acuerdo y uniformizar las épocas de siembra; la mayoría de los agricultores alquilan o rentan la maquinaria necesaria para las labores agrícolas y dependen generalmente de la disponibilidad que haya en el momento para alquilar esta maquinaria.

Las recomendaciones de tipo cultural para el control de aves están pues limitadas por la falta de recursos económicos de los agricultores, aunque la recomendación del ICA podría ser en determinado momento una solución al daño económico causado por las mismas aves.

Las mismas limitaciones económicas hacen que los agricultores recurran a medidas de control de "corto plazo" o poca duración (pólvora, pajareros), ya que aquellas medidas culturales de larga duración son económicamente inaccesibles para ellos.

EFECTOS SOCIALES

Una alta población rural de niños o muchachos derivan sus ingresos económicos de las labores agrícolas o de campo. La labor de "pajareo" (espantar pájaros) permite un pro-

medio por persona de tres dólares diarios, lo que en épocas de siembra de soya y cosecha de sorgo en el Valle del Cauca (Colombia) representa una buena forma de mantenimiento económico. Las actividades agrícolas, se reflejan en cierta forma en las comunidades rurales, a las cuales es necesario tener en cuenta en cualquier programa o campaña con vertebrados plagas. El programa de control integrado debe incluir el sistema de "pajareo" reconociendo la eficacia de su labor y las implicaciones sociales que puedan derivarse de su aplicación.

INTEGRACION DE ESFUERZOS

El autor ha tenido la oportunidad de observar las condiciones de trabajo tanto en países desarrollados como en aquellos en vías de desarrollo y aunque las diferencias económicas y sociales son grandes, existen siempre alternativas o técnicas que permiten solucionar parcial o totalmente los problemas con aves y mamíferos.

La falta de información o de divulgación de estas técnicas ha influido principalmente en los países en vías de desarrollo y aún se utilizan métodos empíricos o poco prácticos para la solución a los problemas con vertebrados.

En países tropicales los problemas con aves o mamíferos son a veces similares y las recomendaciones para el control pueden servir en dos regiones diferentes; sin embargo, se hace evidente que la falta de comunicación entre los técnicos de países en desarrollo ha fallado en el área de vertebrados plaga y que en cambio otras disciplinas como son entomología o fitopatología ya cuentan con técnicos y entidades debidamente preparados en sus respectivas áreas lo que también se podría lograr con los vertebrados plaga a través de publicaciones periódicas e informes de avances logrados en cada país, como un esfuerzo integrado de los técnicos que actualmente trabajamos en este nuevo campo.

Cualquiera que sean los resultados obtenidos en los trabajos con aves y mamíferos, la publicación de éstos juega un papel importante en la divulgación tanto de los problemas como de su posible solución.

An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso, 17: 129 - 132, 1986

PREHARVEST CORN LOSSES TO VERTEBRATE PESTS IN HAITI[1]

J.P. SAMEDY,[2] G.C. MITCHELL,[3] R.M. ENGEMAN,[3] M.S. BORNSTEIN,[3] N.P. GRONINGER[3]

ABSTRACT:
Vertebrate pest damage to maturing corn was compared between two major corn-producing areas in Haiti. The damage was caused by Norway rats *(Rattus norvegicus)*, African villege weavers *(Ploceus cucullatus)*, and Hispaniolan woodpeckers *(Melanerpes striatus)*. More corn was consumed by rats, but secondary losses from disease and insects following woodpecker damage place the Hispaniolan woodpecker as the mayor vertebrate pest in maturing corn in Haiti. Some control strategies are discussed.

Increasing food production is one of the most important challenges facing mankind. In some developing countries, the disparity between available food and population is acute, despite the fact that about one-half of the world's population is actively engaged in agriculture. The reasons for these disparities are complex and involve agricultural practices, marketing, storage, and pests. Vertebrate pests, primarily birds and rodents, are certainly important factors.

Corn is the major cash crop in Haiti and is grown in 10 of the 15 agronomic districts in the country. In 1985, Haiti produced 200,000 t of corn compared with 150,000 t of millet and 150,000 t of rice (1)

Farmers were asked to identify vertebrate pests that were attacking their corn fields. The following pest species were identified in the order of severity of damage: Madame Saga, rats, feral dogs, and woodpeckers. Madame Saga is the local name for the African village weaver *(Ploceus cucullatus)*, rats are Norway rats *(Rattus norvegicus)*, and woodpeckers are Hispaniolan woodpeckers *(Melanerpes striatus)*.

Farmer surveys are often biased; therefore, to document which are the major vertebrate pests, we compared vertebrate pest damage to maturing corn in two major corn-producing areas of Haiti. The two agronomic districts selected were Port-au-Prince and Les Cayes. These areas produce 23% of the corn grown in Haiti. Documenting which vertebrate pests are causing damage would influence which control strategies should be applied.

(1) Wahab, A. Agricultural Officer, USAID/Haiti. Personal communication.

MATERIALS AND METHODS

Thirteen fields were sampled in Port-au-Prince and 20 fields in Les Cayes. Five random transects were selected in each field. On each transect, 10 hills of corn were randomly selected for the study (i.e., 50 hills per field). All ears were collected from each plant in each hill.

Damage was determined and categorized as rat, Madame Saga, Hispaniolan woodpecker, or feral dog damage. Damage measurements were made on every ear in the samples (1,573 ears from Port-au-Prince and 2,366 ears from Les Cayes). Measurements taken on each ear included length, number of rows of kernels, and length within each row that had been damaged by each pest species. This method allowed for an estimate to be made of the proportion of the surface area damaged on

[1]This research was supported by funds provided the U.S. Department of Agriculture by the U.S. Agency for International Development under PASA ID/LAR-0594-2-79.
[2]Ministri of Agriculture, Haiti.
[3]USDA/APHIS/ADC Denver Wildlife Research Center, P. O. Box 25266, Bldg. 16, Denver Federal Center, Denver, Colorado 80225 USA.

each ear. Using pre-viously developed regression formulae (Enge-man et al. 1985), the weight loss on each ear to each depredating species was estimated, allowing an estimate of the proportion lost by weight to be calculated. Area, field, hill, and plant number were recorded for each ear. Comparisons of damage levels (proportion surface area or weight loss) were then made among areas and depredating species using a two-factor repeated measures analysis of variance (Winer 1971).

RESULTS

Dog damage was not found in any sample and was, therefore, excluded from analyses. Highly significant results were obtained in the area-by-species interaction in the two-factor repeated measures analyses of variance (ANOVA). Table 1 presents the cell means in the area-by-species interaction for percent surface area loss and percent weight loss.

Table 1. Damage percentages from each species in each area.

Area	Species	Surface area lost (%)	Weigt lost (%)
Les Cayes	Madame Saga	1.5	1.3
	Norway rat	0.3	0.3
	Hispaniolan woodpecker	4.1	3.6
Port-au-Prince	Madame Saga	5.9	5.3
	Norway rat	5.8	5.7
	Hispaniolan woodpecker	2.1	1.9

Using Duncan's multiple range test to locate differences among these means, we found that woodpecker damage was not significantly different between Les Cayes and Port-au-Prince, although the mean damage levels were nearly twice as high in Les Cayes. However, damage by Madame Sage and Norway rats was significantly higher in Port-au-Prince than in Les Cayes.

After observing the above results, we were interested in examining if the extent of damage on an ear of corn is affected by the area where it was grown. Another twofactor repeated measures ANOVA was performed using only those ears that had been damaged. These analyses would indicate the amount of damage that can be expected, given that there is damage. Unlike the first analyses, there was no significant area-by-species interaction. This implied that mean damage levels for individual attacks within each species are similar between the two areas, although different population sizes of animal species in each area may result in different overall damage levels between areas. The depredating species were found to be significantly different in levels of individual attacks on ears of corn. Table 2 presents the mean percentage lost by species after an attack.

Table 2. Damage percentages for each species after an attack.

Species	Surface area lost (%)	Weight lost (%)
Madame Saga	14.4	12.9
Norway rat	27.7	26.7
Hispaniolan woodpecker	11.4	10.3

These results indicate that rat damage is approximately twice as high as damage caused by Madame Saga and two and one-half times as high as damage caused by woodpeckers.

However, as seen in the first analyses, overall damage levels due to rats are roughly the same as for Madame Saga in the Port-au-Prince area and one-fourth to one-third of those for Madame Saga in the Les Cayes area. This implies that when rats attack ears of corn, they damage at higher levels than Madame Saga, but attacks by this species are more frequent.

To confirm that bird (Madame Saga and woodpeckers) attacks are more frequent than attacks by rats, we calculated for each species the percentage of ears that received measurable damage. These results are given in Table 3.

Table 3. Percentage of ears damaged by each species.

Species	Les Cayes	Port-au-Prince
Madame Saga	15.4	33.2
Norway rat	0.8	13.9
Hispaniolan woodpecker	40.4	14.4
Any animal	56.1	56.3

As expected, bird-damaged ears were much more common than rat-damaged ears. The high frequency of damage by woodpeckers is interesting. This potential level of woodpecker damage is not as evident in the previous analyses because woodpeckers do not destroy a great amount when they attack. However, any attack can expose the ear to invasion by insects or microbes.

DISCUSSION

Preharvest corn losses to vertebrate pests in Haiti can be compared in several ways.

Comparison of total surface area lost: Total surface area lost to vertebrate pests is 5.9% for Les Cayes and 13.8% for Port-au-Prince, or an average of 9.85%. This figure is extremely high and in sharp contrast to those for the states of Ohio, Kentucky, and Tennessee in the United States, where average losses to vertebrate pests in maturing corn are less than 1.0% by surface area (Stickley et al. 1979). Comparing surface area lost by species (Table 1), Norway rats an Madame Saga cause significantly more damage than Hispaniolan woodpckers.

Comparison of percentages of ears damaged: Data for the number of ears damaged by species are almost the reverse when compared with surface area lost (Table 3). Hispaniolan woodpeckers drilled holes in 40.4% of the samples from Les Cayes and in 14.4% of the samples from Port-au-Prince. The impact of woodpecker drilling is not the actual surface area lost, but secondary losses from disease and in-sects following the woodpecker damage. Fungi and water cause most of the secondary losses. Fungi will completely destroy an ear of corn, and water allows the corn kernels to germinate prior to harvest. If the samples taken from Les Cayes and Port-au-Prince were grown during the rainy season, then one could expect losses due to woodpeckers to be 40.4% and 14.4% of the total yield from both areas.

CONTROL STRATEGIES

One of the objectives of this study was to document which vertebrate pests were causing damage to determine control strategies.

Norway rats: Control of Norway rats is more essential for Port-au-Prince than for Les Cayes. A sustained baiting program using anticoagulant rodenticides for maturing corn was developed in the Philippines (Benigno et al 1976). This baiting program was evaluated in Haiti and preharvest losses to rodents were minimal; the proportion lost overall was 0.5%, with a standard error of 0.1% (Engeman et al 1985).

Madame Saga: This species is an important vertebrate pest in both study areas, but unfortunately no effective control method is known. Trimethacarb, an insecticidal carbamate, has effectively repelled several species of birds from maturing crops throghout the world. In Haiti, trimethacarb sprayed on ripening sorghum did not repel Madame Saga or yellow-faced grassquits *(Tiaris olivacea)* from the treated fields (Bruggers et al 1984).

Hispaniolan woodpecker: Preliminary results indicate that this major vertebrate pest can be repelled from maturing corn by a color cue. A study was conducted in Israel, where Syrian woodpeckers *(Dendrocopos syriacus)* are a serious problem damaging black plastic irrigation pipes. Yellow-painted pipes had a deterrent effect on the woodpeckers; no holes were found in the yellow pipes, while damage to the black control pipes followed the regular annual pattern (Barnea and Yom-Tov 1984).

In 1983, woodpecker damage was measured in five experimental plots at Damien, Haiti. Damage (expressed as the percentage of ears damaged) ranged from 32.8% to 56.7%. During the next growing season, blaze-orange plastic strips (Saflag®)[1], 5 x 20 cm, were split at one end and attached onto the tip of young corn ears when woodpeckers first began damaging fields. Strips were only placed on about 7% of the ears, but woodpecker damage was effectively reduced to 4.7% and 3.8% in the protected experimental plots. Further evaluations of this control technique need to me made (Denver Wildlife Research Center 1984).

CONCLUSION

Peasant farmers constitute more than 80% of the Haitian population. Corn is a subsistance crop primarily produced for human

[1] Reference to trade names does not imply U.S. Government endorsement.

consumption. Losses to vertebrate pests are greatly reducing the availability of food for Haitian farm families. Therefore, it is important that farmers and researchers work together to reduce losses to agricultural crops.

Acknowledgments: The authors wish to thank Anna Valvano for editing and typing the manuscript.

REFERENCES

BARNEA, A. and Y. YOM-TOV. 1984. A method to deter Syrian woodpeckers from drilling holes in plastic irrigation pipes. Crop Prot. 3 (1): 35-39.

BENIGNO, E.A., R.A. REIDINGER, J.L. LIBAY, and F.F. SANCHEZ. 1976. Sustained baiting with anticoagulant rodenticides in corn fields and assessment of rat damage. Proc. 7th National Pest Control Conf., Los Baños, Philippines, 7: 146.

BRUGGERS, R.L., P. SULTANA, J.E. BROOKS, L.A. FIEDLER, M. RIMPEL, S. MANIKOWSKI, N. SHIVANARAYAN, N. SANTHAIAH, and I. OKUNO. 1984. Preliminary investigations of the effectiveness of trimethacarb as a bird repellent in developing countries. Proc. 11th Vertebr. Pest Conf. 11: 192-203.

DENVER WILDLIFE RESEARCH CENTER. Vertebrate Damage Control Research in Agriculture. Annual Report 1984. G.C. Mitchell (ed.). 73 pp.

ENGEMAN, R.M., J.-P. SAMEDY, M.S. BORNSTEIN, and G. CLAY MITCHELL. 1985. A comparison of bird damage among eleven varieties of corn in Haiti. J. Agric. Univ. Puerto Rico 69 (3): 291-295.

STICKLEY, A.R., Jr., D.L. OTIS, and D.T. PALMER. 1979. Evaluation and results of a survey of blackbird and mammal damage to mature field corn over a large (three-state) area. Vertebrate Pest Control and Management Materials, ASTM STP 680, J.R. Beck (ed). American Society for Testing and Materials, pp. 169-177.

WINER, B.J. 1971. Statiscial Principles in Experimental Design. McGraw-Hill. 907 pp.

ROEDORES PLAGA EN PRODUCTOS ALMACENADOS: UN ENFOQUE METODOLOGICO PARA SU EVALUACION Y MANEJO

Epitacio Robledo-Robledo,* Mario J. Vaughan** y Jaime Rodríguez***

Los roedores de almacén juegan un papel importante en las pérdidas de alimentos, a través de su consumo, deterioro y contaminación.

Estas pérdidas generalmente son evaluadas desde el punto de vista cuantitativo en lo que se refiere sólo al consumo de alimentos. Sin embargo, la calidad sanitaria o higiénica, aunque afectada, difícilmente es considerada en estas evaluaciones. Por otro lado, los datos sobre daños causados por las poblaciones de roedores a los recursos alimenticios, animales y humanos, no han sido estimados adecuadamente (Jackson y Temme 1978). Parte de esta deficiencia se debe a que no ha habido esfuerzos serios para desarrollar métodos uniformes y razonablemente sistemáticos para la evaluación de daños y pérdidas, además de la carencia de estudios sobre la incidencia de los diversos factores ambientales, físicos, biólogicos y de manejo en las poblaciones de roedores y de su interrelación con los daños que ocasionan (Robledo 1977).

Los roedores silvestres y domésticos, que frecuentemente viven en estrecha asociación con las actividades del hombre, sin duda, han sido el grupo de vertebrados más costoso a la humanidad en términos de daño económico y de problemas en la salud pública (Elías y Valencia 1983).

El presente trabajo se realizó dentro del marco de las actividades del Proyecto INIA-PNUD-FAO "Disminución de Pérdidas de Granos Básicos Postcosecha" CHI/83/006 que en forma tripartita se lleva a cabo en Chile, entre el Instituto de Investigaciones Agropecuarias (INIA), el Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo (PNUD) y la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO). Cabe destacar que estos estudios sobre roedores se están realizando con la colaboración de la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales de la Universidad de Chile.

El objetivo de este estudio es plantear y desarrollar una metodología que a través de un enfoque integral permita entregar pautas de manejo de roedores plaga en productos almacenados. Los resultados del presente trabajo corresponden a los antecedentes preliminares obtenidos en el desarrollo de la metodología planteada.

METODOLOGIA

Para lograr el objetivo propuesto se seleccionó una bodega con arroz almacenado en sacos, la cual representa una situación típica del almacenamiento de este producto, en el área arrocera de Chile.

Este enfoque metodológico, tal como lo esquematiza la Fig. 1 considera las siguientes etapas:

Antecedentes: Corresponde a la obtención de información existente sobre: a) los roedores dañinos; b) el tipo de producto almacenado a evaluar; c) los rodenticidas disponibles; y d) los aspectos legales, normativos y de inspección sanitaria pertinentes.

Identificación Preliminar del Problema: En esta etapa se realizan los contactos y entrevistas con los funcionarios y personas responsables de la administración y operación de las bodegas y plantas de alimentos para obtener información general de la problemática de roedores en cuanto a daños y métodos de control utilizados. Posteriormente se hace un reconocimiento del área a evaluar para deter-

* Asesor Técnico Principal Proyecto INIA-PNUD-FAO CHI/83/006
** Programa Postcosecha , INIA - La Platina
*** Fac. de Cs. Agr. y Forest. Universidad de Chile

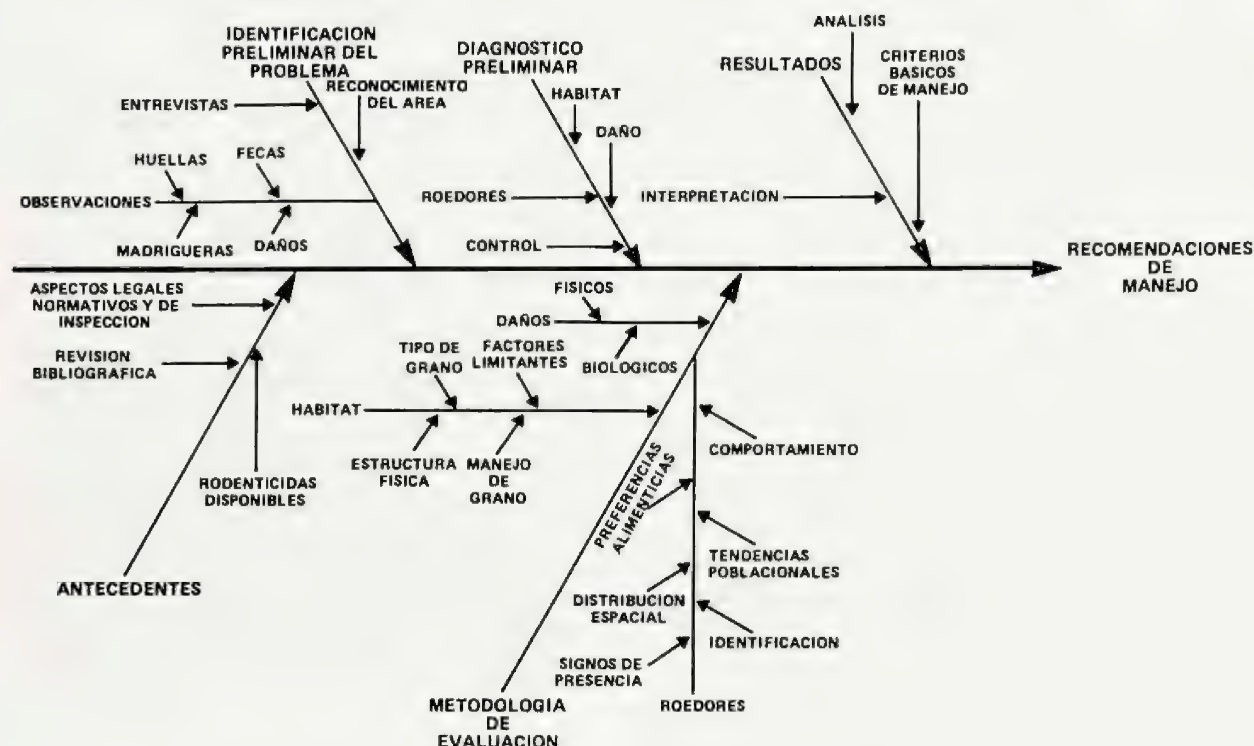


Fig. 1 Enfoque metodológico para la evaluación y manejo de roedores de almacén.

minar los sectores afectados y definir las zonas de trabajo, a través de observaciones generales de los signos como huellas, madrigueras, fecas y daños.

Diagnóstico Preliminar: Corresponde a la información de la problemática general tomando en consideración las características del hábitat de los roedores, el nivel de daño y los métodos de control utilizados.

Metodología de Evaluación: Considera diversos factores los cuales se agrupan en:

A. **Hábitat:** Se determinan, entre otros, la infraestructura física, tipo de grano o producto almacenado y su manejo, y los factores limitantes bióticos y abióticos.

B. **Roedores:** Se determinan las especies dañinas, sus tendencias poblacionales, preferencias alimenticias, actividad espacial y comportamiento, además de caracterizar sus huellas, fecas y madrigueras.

Para el estudio de estas variables se definen estaciones de muestreo distribuidas dentro de la bodega. Luego, cada estación (de 4 x 4 m) es muestreada mensualmente.

La variación de la actividad de los roedores a través del tiempo se determina mediante un índice, obtenido del conteo de huellas encontradas en tarjetas ahumadas ubicadas en cada estación de acuerdo a la metodología propuesta por Rodríguez (1984) y Rodríguez y Murúa (1985).

La actividad se clasifica en 4 categorías: a) Alta (dos tarjetas marcadas por estación); b) Media (una tarjeta marcada); c) Nula (ninguna tarjeta marcada); y d) Dudosa (no se encontró la tarjeta o bien ésta fue destruida por agentes externos).

La actividad de los roedores se relaciona con el manejo de los sacos dentro de la bodega. En la evaluación poblacional se utilizan dos métodos: captura de animales vivos y obtención de huellas a través de tarjetas ahumadas (Justice 1961, Marten 1972 y Murúa 1982).

C. **Daños:** Se evalúan con referencia al número y tipo de sacos roídos, material consumido, dañado y contaminado.

D. **Control:** Se obtiene información sobre los métodos y rodenticidas más comúnmente utilizados.

Evaluación de Resultados: Se refiere al análisis de la información obtenida y su significado se interpreta interrelacionando las diversas variables que inciden tanto en la ocurrencia como en la intensidad del daño. Además, se definen los criterios básicos para el planteamiento e implementación de las normas de manejo.

Conclusiones y Recomendaciones de Manejo: En esta etapa se racionalizan las recomendaciones de Manejo Integrado de Roedores sobre la base de los resultados obtenidos del estudio realizado, dando prioridad a las acciones más factibles de implementar. Se debe dar énfasis preferencial a los métodos preventivos y de manejo del hábitat (estructuras a prueba de roedores, limpieza y manejo de estibas, principalmente).

RESULTADOS

Características del Hábitat

El lugar definido para el estudio fue una bodega de arroz que contenía inicialmente un total de 53.686 sacos, los que ocupaban 1.149 m^2 de una superficie total de 1.528 m^2. Esto se traduce en la existencia de pasillos muy estrechos o en la ausencia de ellos, lo que prácticamente impide el desarrollo de actividades tanto de inspección como de vigilancia en diversos sectores de la bodega.

A partir del mes de junio la superficie fue variando de acuerdo al movimiento de sacos, principalmente por retiro, que en promedio fue de 4797 sacos mensuales. En el Cuadro Nº 1, se muestra el movimiento de sacos y la superficie ocupada por las estibas en la bodega.

Cuadro 1. Cantidad de sacos y superficie ocupada por las estibas en una bodega de arroz, Chile (año 1986).

	Mayo	Jun.	Jul.	Ago.	Sep.	Octubre
Nº de Sacos	63.686	47.952	43.435	38.848	36.998	29.700
Superficie (m2)	1.146	1.055	950	853	878	716

Los tres factores limitantes principales de toda especie animal (alimento, agua y lugar de refugio) no constituyen un problema muy serio para los roedores dentro de la bodega estudiada.

Roedores

A través de la captura de animales vivos se pudo determinar la presencia predominante de *Rattus rattus* L. Sin embargo, la información adicional obtenida con el análisis de las huellas indicó además la presencia de *Mus musculus* L., aunque en menor cantidad. Es importante mencionar que en diversas oportunidades se encontraron huellas de ambas especies en una misma tarjeta lo que sugiere la existencia de traslapes en sus áreas vitales.

Signos de presencia: Entre los signos de roedores observados en la bodega, los más comunes son las fecas y pelos distribuidos heterogéneamente dentro de ella. También se pudo detectar la presencia permanente de roedores entre los sacos, lo que hace suponer de que éstos podrían ser utilizados para construir sus madrigueras, con la cual se aumentaría el riesgo de contaminación a los granos almacenados.

Dado que los daños son producidos al interior de las estibas no es fácil determinar su ocurrencia. Sin embargo, los daños pueden evaluarse en el momento en que los sacos de arroz son retirados de la bodega para su elaboración.

El signo que mejor refleja la actividad de los roedores es la obtención de huellas utilizando tarjetas ahumadas.

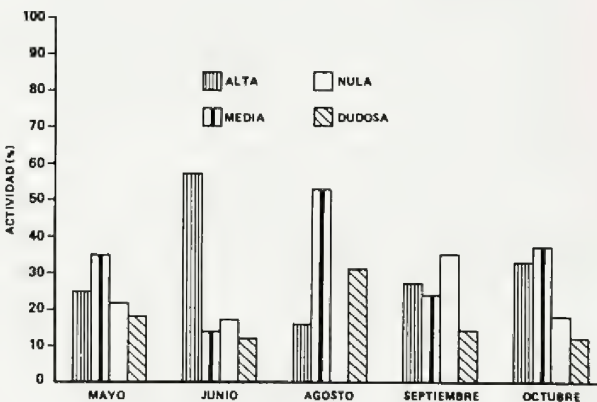


Fig. 2 Actividad de roedores en una bodega de arroz, Chile (Año 1986).

Tendencias poblacionales: La Fig. 2 representa la actividad de los roedores en la bodega en los meses de mayo a octubre. En el mes de junio se encontró la mayor actividad llegando a un 57% en la categoría alta. Probablemente la disminución de la categoría alta observada en el mes de agosto, donde hubo actividad "nula", se debió a un trampeo de animales vivos efectuado durante el mes anterior en el que los animales capturados permanecieron en las trampas durante 3 a 5 días.

Distribución espacial: La actividad promedio total de los roedores por estación dentro de la bodega, desarrollada entre los meses de mayo a octubre del presente año, se puede observar en la Fig. 3. La menor actividad se produjo en las estaciones ubicadas en lugares abiertos, es decir, sujetas a mayor tránsito de personas.

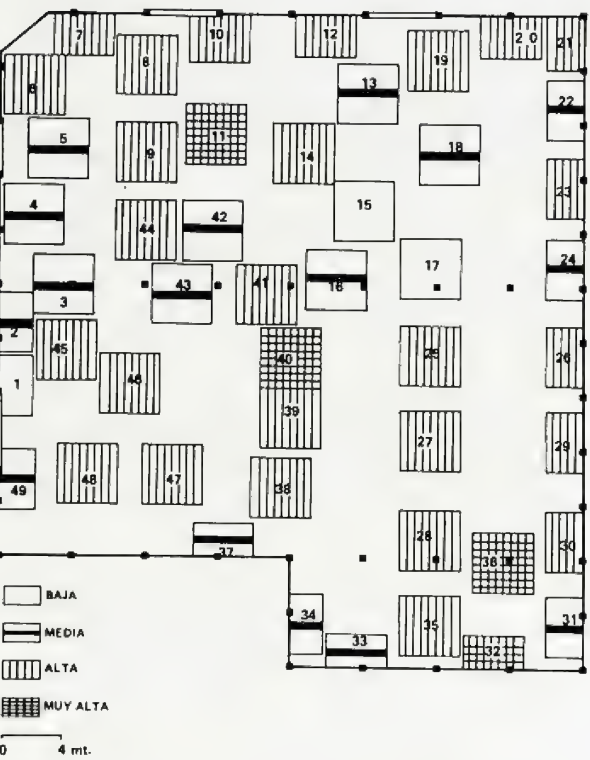


Fig. 3 Actividad promedio total de roedores por estación en una bodega de arroz de Mayo a Octubre (Año 1986).

Las estaciones que se encontraban alejadas de actividades humanas en su mayoría presentaron actividad muy alta (76% - 100% de tarjetas marcadas) o alta (51% a 75%). En la Fig. 4 se representan esquemáticamente los porcentajes promedio de cada una de las categorías en las cuales se clasificó la actividad de roedores dentro de una bodega de arroz. En esta figura se puede observar que la categoría alta llegó a un 53%, la media a un 33%, la muy alta a un 8% y sólo un 6% correspondió a la categoría baja. Llama la atención que en todas las estaciones o muestreos se encontró actividad, lo que refleja que los roedores se distribuyen en toda la bodega; sin embargo, lo hacen preferentemente en aquellos lugares que les brindan mayor protección. Sólo en tres estaciones (de un total de 49) se encontró actividad baja .

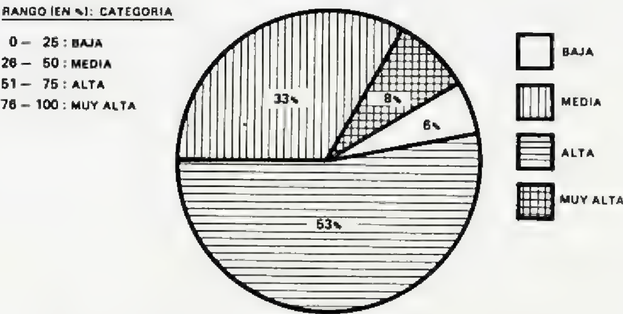


Fig. 4 Porcentaje promedio de la actividad de los roedores entre Mayo-Octubre 1986 dentro de una bodega de arroz.

Comportamiento: La metodología comúnmente utilizada en la captura de animales, si no considera el comportamiento de reacción frente al nuevo objeto, puede distorsionar los resultados. En la Fig. 5 se representa la actividad de los roedores medida a través del porcentaje de tarjetas marcadas ubicadas al lado de la trampa y posteriormente tarjetas colocadas sin trampas.

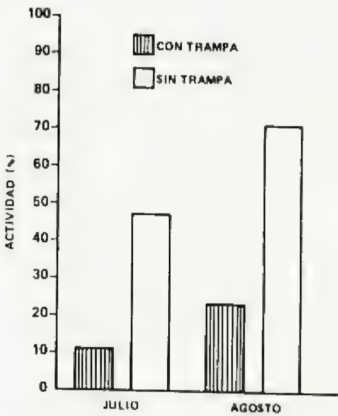


Fig. 5 Efecto de aversión a las trampas después de un trampeo mal orientado, (Año 1986).

Durante el mes de julio el porcentaje de tarjetas marcadas al lado de las trampas llegó a un 11%, en cambio las tarjetas ubicadas en ausencia de trampas fue de 47%.

Durante el mes de agosto la actividad general de roedores fue mayor respecto al mes de julio llegando incluso a un porcentaje de 72% en las tarjetas sin trampa y sólo a un 23% en aquellas tarjetas que se ubicaron al lado de las trampas.

En el mes de julio a través de un trampeo realizado con trampas "Tomahawk" se capturaron 22 animales, los cuales permanecieron durante algunos días dentro de la bodega. Esto produjo el efecto de aversión de los animales hacia las trampas mencionado anteriormente.

Preferencias alimenticias: Normalmente, un estudio de preferencias alimenticias permite elegir apropiadamente el tipo de alimento que puede utilizarse como cebo durante la captura o el control de roedores. Este trabajo consideró determinar tales preferencias antes de los trampeos con el objeto de realizar el censo de la población usando el cebo más apropiado. La Fig. 6 muestra que el tomate y la manzana fueron los alimentos preferidos por la población existente en el área. No obstante, se puede notar una clara tendencia de los roedores a consumir cada vez más aquellos alimentos que inicialmente fueron poco preferidos, lo que permite sugerir que este tipo de estudio debe realizarse durante 5 o más días de evaluación hasta alcanzar una estabilización de las preferencias de cebos.

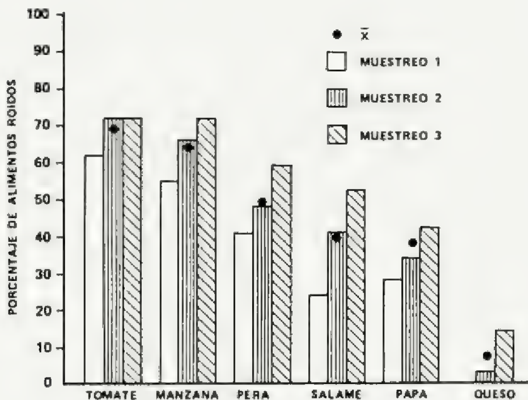


Fig. 6 Preferencia alimentaria de roedores en una bodega de arroz, Chile (Año 1986).

El salame obtuvo un aumento mayor al del resto de los cebos, en las preferencias observadas durante tres días.

Daño: Se determinó que existe una mayor preferencia por los sacos de yute que por los sacos de plástico. La evaluación de 2.000 sacos de arroz dió como resultado daños de 5.7% en sacos de yute y de 3.8% en sacos de plástico.

Cabe señalar que en una encuesta, a través de entrevistas realizadas en la zona arrocera para conocer la opinión de los industriales sobre la magnitud del problema de roedores, se mencionaron cifras del orden de 25% a 60% de sacos dañados, los cuales tienen que ser repuestos cada año. Esto se traduce en una pérdida económica bastante elevada considerando que la gran cantidad de sacos utilizados durante el almacenamiento del arroz tiene actualmente un costo de reposición de CHI $ 60 por saco.

Los daños biológicos constituyen un problema preocupante debido al peligro de contaminación de alimentos por microorganismos causantes de enfermedades.

Una recolección de muestras para su posterior análisis de laboratorio permitirá determinar el grado de contaminación al que estuvo expuesta la bodega evaluada y su relación con los resultados de la actividad de roedores.

Para dar una idea de la importancia de la contaminación en granos almacenados, se puede hacer mención al resultado obtenido de un análisis microbiológico realizado a una muestra de granos con una gran cantidad de fecas de roedores. En ella se pudo determinar una población de más de 30 millones de unidades formadoras de colonias por gramo, entre hongos y bacterias.

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES GENERALES

Se probó una metodología cuyos resultados preliminares señalan que:

a) Es necesario poner en práctica un esquema integral de manejo de roedores de almacén.

b) El control de roedores debe formar parte integral del proceso de producción y conservación de granos y de otros alimentos.

c) El conocimiento de este esquema general logró crear un mayor interés en los empresarios a través de un mayor apoyo al desarrollo y ejecución de programas de manejo en bodegas y plantas de alimentos.

d) El método de las tarjetas ahumadas es recomendable para hacer seguimiento de la actividad de roedores. Además puede ser un buen índice de las tendencias poblacionales, si es correlacionado con los resultados obtenidos mediante el uso de trampas.

e) Es posible determinar las zonas de mayor actividad de roedores en las cuales se puede intensificar el uso de cebos.

Por lo anterior expuesto se recomienda:

a) Iniciar actividades racionales para la evaluación y manejo de roedores de almacén a través de la capacitación del personal técnico de operación.

b) Instar a las universidades a realizar estudios, cursos, seminarios y entrenamientos en roedores de importancia económica.

c) Que el estado incentive los estudios e investigaciones tendientes a evaluar y disminuir los daños ocasionados por roedores plaga.

REFERENCIAS

ELIAS D. y D. VALENCIA, 1983. La Agricultura Latinoamericana y los vertebrados plagas. IX Congreso Latinoamericano de Zoología. Simposium Zoología Económica y Vertebrados como Plagas en la Agricultura. Arequipa, Perú: 24-48.

JACKSON, W.B. y M. TEMME, 1978. General Considerations, direct measurement techniques, and biological aspects of survey procedures. En: Postharvest grain loss assesment methods. Editors: HARRIS K.L. & C.J. LINBLAD. American Association of Cereal Chemists: 101-107.

JUSTICE, K.K., 1961. A new method for measuring home ranges of small mammals. J. Mammal 42: 464-470.

MARTEN, G.G., 1972. Censusing mouse populations by means of tracking. Ecology 53 (S): 859-867.

MURUA, B.R., 1982. Características de la huella de roedores cricétidos del bosque valdiviano. Bol. Soc. Biol. de Concepción, Chile 53: 78-86.

ROBLEDO, E., 1977. Eco-behavioural studies in relation to food losses by rodents. Unpublished M. Sc. Thesis UN/FAO, IFTTC, CFTRI, Mysore, India, 61 pp.

RODRIGUEZ, J.A., 1984. Abundancia, distribución específica y habitat de *Chinchilla lanigera* y roedores Simpátricos en Arco (Illapel, IV Región), Univ. de Chile. Fac. de Cs. Agr. Vet. y Forest. Escuela de Cs. Forest. Boletín Técnico Nº 66.

RODRIGUEZ, J.A., Y R. MURUA B., 1985. Evaluación y alternativas de control del daño ocasionado por roedores en plantaciones de pino insigne (*Pinus radiata* D. Don) en la VII y VIII Región. Informe final. Fac. de Cs. Agr. Vet. y Forest. Dpto. de Silvicultura y Manejo/Univ. Aust. de Chile. Instituto de Ecol y Evol. 91 pp.

Simposio: SISTEMATICA Y ECOLOGIA DE ANFIBIOS Y REPTILES NEOTROPICALES

Coordinación : Alberto Veloso

Relatores : William E. Duellman: Diversidad y evolución adaptativa de los hílidos neotropicales (Amphibia: Anura: Hylidae).

José M. Gallardo: La diversidad de la herpetofauna en la selva subtropical misionera.

Raymond Laurent: Osteología y filogenia de *Liolaemus.*

José Navarro: Análisis cariotípico en especies del género Liolaemus.

An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso, 17: 143-150, 1986

DIVERSIDAD Y EVOLUCION ADAPTATIVA DE LOS HILIDOS NEOTROPICALES (AMPHIBIA: ANURA: HYLIDAE)

WILLIAM E. DUELLMAN

Los anuros de la familia Hylidae son comúnmente conocidos como los "sapos arbóreos". Estos representan una de las familias más grandes y diversificadas entre los anuros, especialmente en las regiones neotropicales en donde el número de especies es superado solamente por la familia Leptodactylidae. Los hílidos son de tamaño variable, desde 17 a 140 mm de longitud total. La familia está caracterizada por poseer: cintura pectoral arcífera, tarso con astrálago y calcáneo separados, elementos intercalares cartilaginosos entre la penúltima y la última falanges, y falanges terminales en forma de garra.

Durante los pasados 30 años he estudiado la sistemática, ecología y reproducción de los hílidos neotropicales, a la vez que he tenido la oportunidad de trabajar con especies holárticas y australianas. Junto con mis estudiantes y colegas de Norte y Sudamérica, hemos realizado muchos progresos pero todavía tenemos una información muy limitada sobre varios aspectos de la biología de los hílidos, particularmente en lo referente a sus relaciones filogenéticas.

Los propósitos del presente trabajo son: (1) resumir la información existente sobre la diversidad y radiación adaptativa de los hílidos neotropicales, (2) presentar diferentes hipótesis sobre las relaciones filogenéticas de algunos de los grupos de hílidos, y (3) sugerir métodos a través de los cuales estas hipótesis puedan ser verificadas.

DIVERSIDAD DE LOS HYLIDOS

Generalmente se reconocen cuatro subfamilias de hílidos (Duellman y Trueb, 1986). Phyllomedusinae se caracteriza por poseer vértebras con arcos neurales imbricados, pupilas elípticas verticales, piel con una combinación particular de aminas y polipéptidos, número cromosómico 2N = 26, oviposición arbórea, y larvas acuáticas. Hemiphractinae, se caracteriza por poseer vértebras con arcos neurales no imbricados, pupilas elípticas horizontales, piel sin aminas ni polipéptidos particulares, número cromosómico 2N = 26, huevos incubados en el dorso o en la bolsa dorsal de la hembra que eclosionan como larvas de alimentación activa, larvas que sobreviven de sus reversas vitelinas, o eclosionan como pequeños adultos. Durante el desarrollo los embriones se encuentran envueltos por branquias externas. Hylinae y Pelodryadinae se distinguen por pequeñas diferencias en la musculatura intermandibular. Ambas subfamilias poseen vértebras con arcos neurales no imbricados, pupilas elípticas horizontales (verticales en el pelodrydine *Nyctimystes*), piel sin aminas ni polipéptidos particulares, y huevos y larvas acuáticas (unos pocos miembros de ambas subfamilias depositan los huevos en vegetación sobre el agua). La mayoría de las especies de Pelodryadinae poseen un número cromosómico 2N = 26 (una especie de *Litoria* posee 2N = 24); la mayoría de los miembros de Hylinae poseen 2N = 24, pero varias especies neotropicales poseen 2N = 30, mientras que el género norteamericano *Acris* y la especie sudamericana *Hyla albopunc-tata* poseen 2N = 22.

Hasta septiembre de 1986, se reconocen 34 géneros y 636 especies de hílidos (actualizado de Frost 1985); el 85% de los géneros y el 73% de las especies ocurren en la región neotropical. En comparación, la fauna de hílidos de América del Norte y de Eurasia es pobre, pero varias especies habitan en Australia (Tabla 1).

Tabla 1. Número de géneros/especies de hílidos en las diferentes provincias biogeográficas.

Subfamilia	Neotropical	Neartica	Palaeartica	Australo-Papua
Pelodryadinae	–.–	–.–	–.–	3/146
Phyllomedusinae	3/42	–.–	–.–	–.–
Hemiphractinae	6/62	–.–	–.–	–.–
Hylinae	20/353	3/21	1/12	–.–

Museum of Natural History and Department of Systematics and Ecology. The University of Kansas, Lawrence, Kansas 66045, U.S.A.

Con el propósito de realizar un análisis genérico y específico de la diversidad regional, el Nuevo Mundo fue dividido en 18 regiones. Canadá, Estados Unidos y Baja California (México) se consideran como una región, mientras que las islas del Caribe (sin incluir Trinidad y Tobago) se ubican en una segunda región. En México y América Central se reconocen 2 regiones, mientras que en América del Sur se reconocen otras 13 regiones. Para cada región se determinó el número total de géneros y especies endémicas (Fig. 1 y 2). Estos cálculos reflejan el conocimiento actual sobre la diversidad de los hílidos en la región neotropical.

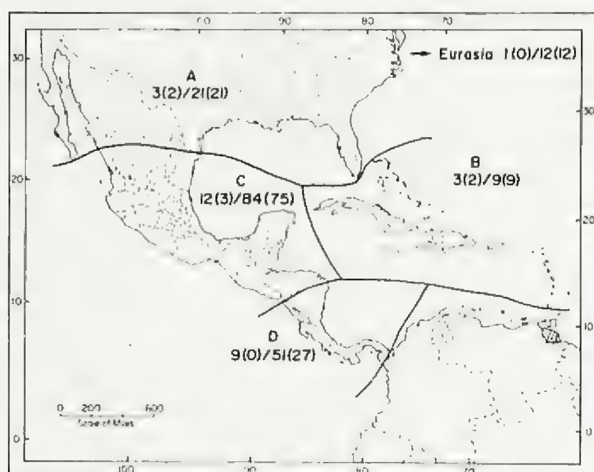


Fig. 1 Número de géneros endémicos/especies endémicas de hílidos en Norteamérica, Centroamérica y el Caribe.

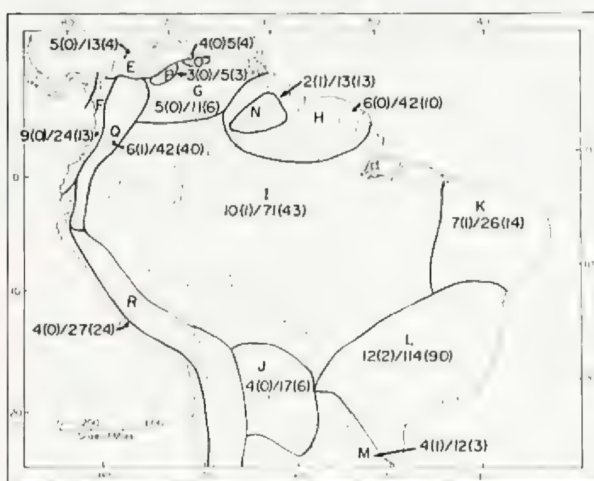


Fig. 2. Número de géneros endémicos/especies endémicas de hílidos en Sudamérica.

El mayor número de especies ocurre en las regiones montañosas y en las selvas de la costa del sureste brasileño. La región que le sigue en número de especies es México y el norte de América Central, seguidos por la Cuenca Amazónica y el sur de América Central. Estas cifras son confusas debido a que en todas las regiones, exceptuando la Cuenca Amazónica, se mezclan regiones montañosas como de tierras bajas. La mayor diversidad de hílidos conocida para una única localidad (Santa Cecilia, Ecuador) es 38 especies (Duellman 1978). El análisis de la diversidad de especies de anuros en 48 localidades neotropicales reveló un mayor número de especies simpátricas de hílidos en localidades de la Cuenca Amazónica, seguida por las selvas de la costa del sureste de Brasil (Duellman 1987).

El endemismo específico es proporcionalmente mayor en las regiones montañosas--montañas del sur de México, de América Central, Los Andes, y las montañas de Brasil y del escudo de Guyana. Comparadamente, el bajo endemismo específico de la Cuenca del Amazonas y de la región de Guyana, se debe a que muchas especies ocurren en ambas regiones. A pesar de ello, la verdadera diversidad de los hílidos en las selvas húmedas transandinas y del norte es baja, y es aún más baja en las regiones áridas de la caatinga y cerrados de Brasil y el Chaco.

Cuando se examina la diversidad de cada subfamilia, es claro que la subfamilia Hylinae conforma la mayoría de géneros y especies de la región neotropical, excepto en los Andes y las montañas de Guyana. En estas regiones, la mayoría de las especies son hemiphractinos---principalmente *Gastrotheca* en los Andes (también *Cryptobatrachus* en los Andes del norte) y *Stefania* en las montañas de Guyana. Además, exceptuando las alturas de los Andes desde el sur de Colombia hasta Bolivia y las alturas de la Cordillera de la Costa en Venezuela, el género *Hyla* se encuentra presente a través de toda la región neotropical. De modo similar, exceptuando las regiones áridas de la caatinga y ciertas partes de México (el norte de la Península de Yucatán) se encuentran distribuidos los phyllomedusinos; esta subfamilia presenta su mayor diversidad en el sureste brasileño, seguido por la parte alta de la Cuenca Amazónica.

RADIACION ADAPTATIVA

Para entender la presente diversidad y distribución de los tipos adaptativos de los hílidos, es necesario analizar la evolución biogeográfica, microhabitats y modalidades reproductivas.

Evolución Biogeográfica

La historia de cualquier grupo de organismos está íntimamente relacionada con la historia geológica y climática de las regiones que habita. Debido a que los hílidos se hallan pobremente representados en la región Holártica, sumado a su ausencia (y la de parientes cercanos) en Africa, se puede asumir que los hílidos han evolucionado en la región oeste del continente del Gondwana, luego de la separación de América del Sur de Africa, a mediados del Cretácico. A pesar de esto, los hílidos deben de haber estado presentes en el oeste del Gondwana antes de la separación de la masa Antártida-Australia de América del Sur, a finales del Cretácico o principios del Terciario. Esta separación resultó en el aislamiento del grupo actualmente reconocido como la subfamilia Pelodrydinae en Australia durante la mayoría del Terciario, seguido por su posterior dispersión en Nueva Guinea luego de la colisión de los escudos australiano y oriental en el Mioceno (Tyler 1979).

La historia fósil de los hílidos es pobre. Se conocen hílidos fósiles del Paleoceno de Brasil (Estes y Reig 1973). La estimación de la divergencia de las líneas evolutivas de los hílidos, basada en distancias inmunológicas obtenidas por técnicas de micro-complementación de albúminas séricas, indican que las subfamilias, y por lo menos algunos de los géneros dentro de las subfamilias, han divergido a mediados y fines del Cretácico (Maxson y Wilson 1975; Maxson 1976; Duellman et al. 1987). En consecuencia, existen evidencias paleontológicas y moleculares que apoyan la presencia de hílidos en América del Sur anterior a la separación de la misma de Australia.

Un creciente número de evidencias apoyan la existencia de una conexión terrestre entre América del Sur y América Central a finales del Cretácico y principios del Terciario (Stehli y Webb 1985). Posteriormente, América del Sur se mantuvo aislada de América Central (y del Norte) hasta finales del Plioceno, cuando se estableció la conexión actual. El análisis de la biogeografía histórica de la herpetofauna de Centroamérica (Duellman 1979; Savage 1982) sugiere que varios grupos de origen sudamericano se dispersaron hacia América Central durante la conexión continental de finales del Cretácico-comienzos del Terciario. El posterior aislamiento durante el Terciario resultó en la diferenciación de una herpetofauna mesoamericana particular. El restablecimiento de una conexión terrestre a finales del Plioceno, permitió a algunos de estos grupos mesoamericanos extenderse hacia América del Sur, y varios grupos sudamericanos se dispersaron en Centroamérica.

A pesar de que no hay evidencia para ello, yo creo que por lo menos dos líneas de hílidos se dispersaron desde América del Sur hacia América Central a través de la conexión de finales del Cretácico-Terciario. Posterior a la separación de América Central de América del Sur, la línea de los phyllomedusinos dio origen a *Pachymedusa* y *Agalychnis*, y la línea de los hílinos dio origen a *Anotheca, Plectrohyla, Pternohyla, Ptychohyla, Smilisca, Triprion,* y a varios grupos de especies actualmente asignadas al género *Hyla* (Duellman 1970). Esta línea dio origen también a los géneros norteamericanos *Acris* y *Pseudacris,* y a las *Hyla* holárticas (Fig. 3).

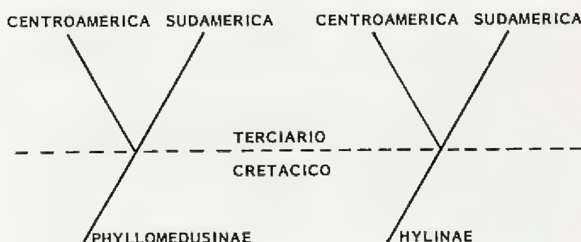


Fig. 3. Hipótesis sobre la vicariancia de los hílidos en Centro y Sudamérica en el límite Cretácico-Terciario.

Las Antillas Mayores estuvieron conectadas con América Central a principios y mediados del Terciario (Donnelly 1985). Presumiblemente la línea de hílinos mesoamericanos también estaba presente en la masa de tierra que luego se fragmentó formando Jamaica e Hispaniola, y dio origen a los géneros endémicos *Calyptahyla* y *Osteopilus.* Las especies de Hispaniola, *Hyla helprini* y *H. pulchrilineata* son miembros de los grupos *boans* y *albomarginata* respectivamente. No se sabe si estos taxa son el resultado de vicariancia en el momento de la formación de estas islas o si son

el resultado de dispersiones posteriores, como lo postulan Trueb y Tyler (1974). Las relaciones de las otras tres especies de *Hyla* no se conocen.

Posterior a la reconexión de los continentes a finales del Plioceno, algunas de las especies vicariantes mesoamericanas se dispersaron hacia América del Sur, principalmente en la región del Chaco, y algunos grupos sudamericanos invadieron América Central, llegando incluso a México (Tabla 2).

Tabla 2. Dispersión de hílidos entre Sudamérica y Centroamérica durante finales del Terciario y el Holoceno.

Centroamérica a Sudamérica	Sudamérica a Centroamérica
Phyllomedusinae	
Agalychnis	*Phyllomedusa*
Hemiphractinae	*Gastrotheca* (2 especies)
	Hemiphractus (1 especie)
Hylinae	*Ololygon* (2 líneas)
Smilisca (2 especies)	*Phrynohyas* (1 especie)
	Hyla albomarginata grupo (1 especie)
	Hyla boans grupo (2 especies)
	Hyla bogotensis grupo (1 especie)
	Hyla leucophyllata grupo (1 especie)
	Hyla microcephala group (1 línea)

La historia de América del Sur también tuvo un gran impacto en la diferenciación y distribución de la biota. Las antiguas montañas de los escudos de Guyana y Brasileño, presumiblemente eran continuos uno con otro hasta que se elevaron en el Cretácico; la Cuenca Amazónica se originó en el Cretácico tardío, y las montañas de Guyana y Brasil se plegaron aún más en el Terciario (Buerlen 1970; Valeton 1973). Los Andes inicialmente se plegaron con elevaciones de 1000 m en el Cretácico, pero los plegamientos mayores ocurrieron mucho después, comenzando durante el Mioceno al sur de la Defleción de Huancabamba en el norte de Perú, y durante el Plioceno en los Andes del Norte (Simpson 1979).

La acumulación de evidencia geológica, paleoclimática y biológica (Prance 1982) aporta evidencias de fluctuaciones drásticas en las condiciones climáticas de las regiones neotropicales durante el Pleistoceno y el Holoceno. Durante los períodos de glaciación, la mayor parte de las áreas actualmente cubiertas por selva húmeda tropical eran savanas; la selva húmeda estaba restringida a pequeñas áreas que recibían suficiente lluvia. Durante los períodos interglaciares, la selva húmeda se expande y las savanas se contraen. Cambios climáticos importantes continúan hasta hace aproximadamente unos 4000 años. Por lo tanto, durante los períodos glaciales, la selva húmeda tropical y sus habitates estaban restringidos a refugios aislados. Esta fluctuación ecológica-climática ha sido utilizada para explicar la especiación de varios grupos de organismos (para anuros ej. Duellman 1982, 1983). A pesar que desde hace mucho tiempo se sabe que el Río Amazonas fue extensamente inundado durante los períodos interglaciales (Klammer 1971), la evidencia geológica reciente (Campbell y Frailey 1984; Campbell et al. 1985) indica que extensas inundaciones ocurrieron en la Cuenca Amazónica durante el Holoceno.

Los hechos geológicos durante el Cretácico y el Cenozoico, aislaron líneas en áreas montañosas (montañas de Guyana y Brasil, Andes). Duellman y Hoogmoed (1984) mostraron que las relaciones filogenéticas entre las especies del género *Stefania* que actualmente viven en los "tepuis" de las montañas de Guyana, era consistente con la erosión terciaria de las planicies cretácicas. La interpretación de las distancias inmunológicas entre los leptodactylidos habitantes del escudo brasileño, indica que la especiación ocurrió durante el Paleoceno-Mioceno (Maxson y Heyer 1982). La información inmunológica actualmente disponible para los hílidos de esta región indica que es posible que la diferenciación de los hílidos haya ocurrido a la misma vez. Por otro lado, las alturas de los Andes son mucho más recientes, y la vegetación del páramo no existía antes de mediados del Plioceno (Simpson 1979). El uso de información inmunológica para establecer la diferenciación de los diferentes grupos de anuros que habitan las alturas de los Andes, muestra que los géneros *Telmatobius* (Maxon y Heyer 1984) y *Gastrotheca* (Duellman et al. 1987) han divergido durante el Plioceno y el Pleistoceno.

Los grupos que se han diferenciado en asociación con el escudo brasileño son: *Aparasphenodon, Aplastodicus, Corythomantis, Fritziana, Trachycephalus,* los grupos de especies de *Ololygon catharinae, Phyllomedusa aspera, fimbriata* y *guttata* y varios grupos de especies de *Hyla.* Los grupos que se diferenciaron en asociación con el escudo de Guyana son: *Stefania,* y los grupos de especies de *Ololy-*

gon rostrata y *Hyla granosa*. Grupos de diferenciación principalmente andina son: *Cryptobatrachus, Flectonotus, Gastrotheca, Hemiphractus*, y los grupos de especies de *Hyla armata, bogotensis, columbiana, labialis* y *larinopygion, Phyllomedusa buckleyi* y *perinesos*.

Los eventos cuaternarios presumiblemente son responsables de los patrones de distribución de varios taxones habitantes de las tierras bajas. Un patrón común es la presencia de varias especies en la Cuenca Amazónica con una o dos especies aisladas en las selvas costeras del sureste brasileño (ej. *Osteocephalus, Phrynohyas* y los grupos de especies de *Hyla leucophyllata* y *parviceps*). En otros grupos, el aislamiento ocurrió en las selvas trans-andinas (ej. grupos de especies de *Hyla boans, geographica* y *Ololygon rubra*).

Utilización del Microhabitat

La mayoría de los hílidos son arbóreos, en donde utilizan una gran variedad de microhabitats, especialmente en bromeliaceas. Muchas especies se hallan casi siempre asociadas con bromeliaceas (ej. grupos de especies de *Hyla, astartea, bromeliacia, miotympanum wilderae* y *zeteki*). Algunos taxa poseen cráneos coosificados, y a través del mecanismo de phragmosis estas especies cierran la entrada a las bromeliaceas con su cabeza, lo cual provee protección, contra predatores y desecación (Trueb 1970). Entre estas especies se incluyen *Osteocephalus, Trachycephalus, Triprion* y *Osteopilus brunneus*. El mismo tipo de adaptación morfológica existe en *Aparasphenodon* y *Corythomantis* los cuales habitan en bromeliaceas terrestres, habitat también característico de *Phyllodytes* a pesar que éste no posee modificaciones craniales ni comportamiento phragmótico.

Pternohyla también posee un cráneo coosificado, pero las especies de este género poseen miembros cortos y un tubérculo metatarsal interno grande. Estas especies habitan regiones áridas de México y son los únicos hílidos en los que se sabe se entierran en el suelo comenzando por la región caudal. *Pseudacris streckeri* habita el sur de los Estados Unidos de Norteamérica, y se entierra en suelos blandos, pero comenzando por la región cefálica, a pesar que no posee adaptaciones craniales. *Acris* habita los márgenes de lagunas y se refugia en el agua, siendo la especie más acuática entre los hílidos.

La mayoría de los hílidos poseen locomoción saltatorial, pero existen dos excepciones. Muchas especies de *Phyllomedusa* poseen pulgar oponible y caminan trepando por las ramas de los árboles. Otras dos especies de hílidos *(Agalychinis spurrelli* y *Hyla miliaria)* saltan desde los árboles y "planean" hacia otros árboles o el suelo.

Modos Reproductivos

De los 29 tipos de modos reproductivos de los anuros reconocidos por Duellman y Trueb (1986), 8 se conocen en hílidos (Tabla 3). Estos son:

Tabla 3. Modos reproductivos entre las especies de hílidos

Huevos son depositados en el agua:

1. Oviposición y desarrollo de renacuajos de alimentación activa en lagunas.
2. Oviposición y desarrollo de renacuajos de alimentación activa en arroyos.
3. Oviposición y desarrollo de las estadios larvales iniciales en estanques naturales o construidos; posterior a la inundación de los estanques los renacuajos de alimentación activa se desarrollan en lagunas o arroyos.
4. Oviposición y desarrollo de renacuajos de alimentación activa en agua acumulada en bromeliaceas o troncos de árboles.

Huevos no son depositados en agua:

5. Oviposición en árboles; desarrollo de renacuajos de alimentación activa en lagunas o arroyos.
6. Huevos transportados en saco dorsal de la hembra; desarrollo de renacuajos de alimentación activa en lagunas.
7. Huevos transportados sobre el dorso o en saco dorsal de la hembra; durante el desarrollo los renacuajos subsisten de la reserva vitelina.
8. Huevos transportados sobre el dorso o en saco dorsal de la hembra; desarrollo directo.

1. La mayoría de los hílinos depositan los huevos en lagunas, donde las larvas se desarrollan y alimentan activamente. La mayoría de las larvas poseen fórmula bucal 2/3, pero este número disminuye o está ausente en algunas especies (grupos de especies de *Hyla leucophyllata* y *parviceps*), o aumentado a 2/4 en otras (grupo de *Hyla boans*). En algunas especies los huevos son depositados individualmente o en pequeños grupos adheridos a la vegetación, otros son depositados en grandes masas o en una single capa en la superficie del agua. Esta última modalidad parece ser una adaptación al bajo contenido de oxígeno y al rápido desarrollo, como lo indicaron Zweifel (1964) para *Phrynohyas* y Pyburn (1966) para *Smilisca*.

2. Algunos hílinos depositan sus huevos en arroyos, adheridos firmemente a la vegetación o rocas. Esta modalidad reproductiva es típica de *Plectrohyla, Ptychohyla,* y los grupos de especies de *Hyla bistincta, bogotensis, circundata, larinopygion, mixomaculata, pictipes, rivularis, sumichrasti, taeniopus* y *uranochroa.* Las larvas de estos taxa poseen colas musculares largas con aletas caudales bajas y bocas ventrales grandes. En algunas especies (ej. *Plectrohyla* y el grupo de especies de *Hyla pictipes*) la fórmula bucal es 2/3, pero en muchas especies (ej. grupos de especies de *Hyla bogotensis* y *larinopygion*) el número se incrementa llegando a tener 9/14 en *Hyla claresignata.* En las especies del grupo de *Hyla uranochroa* y en algunas especies de *Ptychohyla,* la boca es en forma de embudo y las filas de dentículos (2/3) son cortas.

3. Cuatro especies del grupo de *Hyla boans (H. boans, faber, pardalis, rosenbergi)* depositan los huevos como una capa superficial en estanques construidos y defendidos por el macho (Kluge 1981). Los estados de desarrollo temprano permanecen en el estanque, el cual es posteriormente inundado por lagunas cercanas, en las cuales se completa el desarrollo.

4. El hábito de depositar los huevos en reservas de agua en los troncos de árboles o bromeliáceas, es característico de *Anotheca, Aparasphenodon, Phyllodytes,* y de las especies de los grupos de *Hyla bromeliacia, wilderi,* y *zeteki, Hyla astartea, Osteopilus brunneus* y *Phrynohyas resinifictrix;* y se sospecha en *Nyctimantis.* Las larvas de *Anotheca* y de los grupos de *Hyla wilderae* y *zeteki* son oofagos.

5. Huevos arbóreos caracterizan a la subfamilia Phyllomedusinae. Las larvas del grupo de *Phyllomedusa cochranae* se desarrollan en arroyos, mientras que las larvas del resto de las especies en la subfamilia se desarrollan en lagunas. Las especies de los grupos de *Hyla leucophyllata* y *parviceps* depositan los huevos en las superficies dorsales de las hojas sobre el agua; al eclosionar las larvas se desarrollan en lagunas. *Hyla albofrenata, albosignata, lancasteri, leucopygia* y *thorectes* depositan los huevos en vegetación sobre corrientes de agua.

6-8. Los hemiphractinos poseen un modo reproductivo único. Los huevos poseen desarrollo directo y son incubados en el dorso de la hembra en *Cryptobatrachus, Hemiphractus* y *Stefania.* Los huevos son también incubados en el dorso en *Fritziana,* y en sacos parcialmente cerrados en *Flectonotus.* Los huevos en estos géneros eclosionan como larvas avanzadas que se sustentan de sus reservas vitelinas y completan su desarrollo en el agua acumulada en cavidades de árboles y plantas arbóreas. En *Gastrotheca* los huevos se desarrollan en un saco dorsal, cerrado de la hembra; en la mayoría de las especies los huevos son de desarrollo directo, pero en algunas especies de los grupos de *Gastrotheca marsupiata* y *plumbea* los huevos eclosionan como larvas que completan su desarrollo en lagunas.

Por lo tanto, los hemiphractinos se caracterizan por una secuencia evolutiva en los modos reproductivos (Wassersug and Duellman 1984), y un único modo reproductivo caracteriza a los phyllomedusinos. El modo phyllomedusino también se desarrolló independientemente en varios grupos de *Hyla.* La construcción de nidos aparentemente evolucionó solamente en el grupo de *Hyla boans.* Adaptaciones de los huevos y larvas a corrientes de agua evolucionaron independientemente en diferentes líneas de hílinos, como lo han hecho las adaptaciones para el desarrollo larval en cavidades de árboles y bromeliaceas.

Hipótesis de las Relaciones Filogenéticas

Las relaciones filogenéticas de las subfamilias de hílidos no han sido determinadas. A pesar de ello, basados en la evidencia inmunológica presentada por Maxson y Wilson (1976), Maxson (1975), y Duellman et al., (1987), se puede proponer que las relaciones son como lo muestra la Fig. 4. Este cladograma necesita ser apoyado con información morfológica.

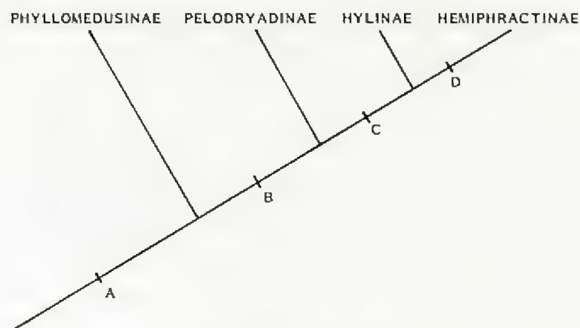


Fig. 4. Hipótesis sobre las relaciones filogenéticas de las subfamilias de hílidos. Las letras del cladograma indican cambios que caracterizan las líneas evolutivas: A = cartílagos intercalares, B = arcos neurales no imbricados, C = musculatura intermandibular, D = incubación de los huevos y embriones con branquias externas.

Las relaciones entre los hemiphractinos fueron postuladas por Duellman y Hoogmoed (1984), Wassersug y Duellman (1984) y Duellman et al., (1987). Las relaciones entre los phyllomedusions están siendo analizadas por David C. Cannatella. De todas maneras, las relaciones entre los grandes y diversos grupos de Hylinae no son conocidos.

Entre los hilinos, los géneros *Aparasphenodon, Argenteohyla, Calyptahyla, Corythomantis, Osteocephalus, Osteopilus, Pternohyla, Trachycephalus* y *Triprion* comparten muchas modificaciones craniales, pero no están necesariamente cercanamente relacionadas (Trueb 1970; Trueb y Tyler 1974). Por ejemplo, las similitudes en la estructura cranial entre *Triprion* y *Trachycephalus* parecen ser debidas a convergencias en los tipos adaptativos. Algunos otros géneros de hílinos han sido definidos basados en caracteres osteológicos, estos incluyen *Smilisca* (Duellman y Trueb 1966), *Anotheca* y *Nyctimantis* (Duellman y Trueb 1976). *Ololygon* fue reconocido por Fouquette y Delahoussaye (1977) basados en la morfología espermática. Otros géneros, como ser *Phyllodystes* y *Sphaenorhynchus* han sido definidos primariamente con caracteres de morfología externa.

Las aproximadamente 260 especies de *Hyla* forman dos tercios del total de las especies de hílinos, la mayoría están ubicadas en uno de los 46 grupos de especies, pero por lo menos 44 especies no han sido asociadas con ningún grupo. Algunos grupos han sido definidos primariamente con caracteres externos (ej. *miliaria,* Duellman 1970, *geographica,* Duellmann 1973), osteológicos (ej. *bistincta,* Duellman 1970, *wilderae,* Trueb y Tyler 1974) o larvales (ej. *columbiana,* Duellman y Trueb 1983; *uranochroa,* Duellman 1970). Otros grupos (ej. *bogotensis,* Duellman 1972; *zeteki,* Duellman 1970) han sido definidos basados en caracteres de adultos y de larvas, mientras que otros (ej. *boans,* Duellman 1970) han sido definidos con caracteres osteológicos y comportamiento reproductor. Incluso combinaciones de caracteres larvales junto con caracteres del canto, han sido utilizados para definir algunos grupos (ej. *microcephala,* Duellman, 1970). Entre los hílinos neotropicales, 2N = 24 es el cariotipo más común, pero 2N = 30 caracteriza a los grupos de *Hyla columbiana, labialis, leucophyllata, marmorata, microcephala* y *parviceps* (Bogart 1973; Duellman y Trueb 1983).

Entonces los hílinos consisten de muchas especies, grupos de las cuales se reconocen como géneros o grupos de especies. Algunos géneros, especialmente *Hyla,* son parafiléticos, y muchos de los grupos reconocidos puede que no sean monofiléticos. En otras palabras, la presente clasificación de los hílinos está basada solamente en información fenética.

Para resolver las relaciones filogenéticas entre los hilinos se necesitan intensos estudios, incluyendo morfología externa, osteología, larvas, comportamiento reproductores, cantos, cariotipos y estudios moleculares (electroforéticos y de microcomplementación de albúminas séricas). Además esta información debe ser analizada con la metodología de la sistemática filogenética.

AGRADECIMIENTOS:

A la National Science Foundation (U.S.A.) por continuar apoyando mi investigación en hílidos (grant DEB 82-19388) y al Sr. Rafael de Sá por la traducción al español de este manuscrito.

REFERENCIAS

BUERLEN, K. 1970. Geologie von Brazilien. Beitrage zu Regionalen Geologie der Erde, vol. 9 Borntraeger, Berlin.

BOGART, J.P. 1973. Evolution of anuran karyotypes. Pp. 337-349 in J. L. Vial (ed.). Evolutionary biology of the anurans. Univ. Missouri Press, Columbia.

CAMPBELL, K.E., Jr. y D. FRAILEY. 1984. Holocene flooding and species diversity in Southwestern Amazonia. Quat. Res. **21**: 369-375.

CAMPBELL, K.E., Jr., D. FRAILEY y J. ARELLANO L. 1985. The geology of the Rio Beni: further evidence for Holocene flooding in Amazonia. Contr. Sci. Nat. Hist. Mus. Los Angeles Co. **364**: 1-18.

DONNELLY, T.W. 1985. Mesozoic and Cenozoic plate evolution in the Caribbean region. Pp. 89-121 in F.G. Stehli y S.D. Webb (eds.). The great American biotic interchange. Plenum Press, New York.

DUELLMAN, W.E. 1970. The hylid frogs of Middle America. Monogr. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas, **1**: 1-753.

DUELLMAN, W.E. 1972. A review of the neotropical frogs of the *Hyla bogotensis* group. Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas **11**: 1-31.

DUELLMAN, W.E. 1973. Frogs of the *Hyla geographica* group. Copeia 1973: 515-533.

DUELLMAN, W.E. 1978. The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas **65**: 1-352.

DUELLMAN, W.E. 1979. The South American herpetofauna: a panoramic view. Pp. 1-28 in W.E. Duellman (ed.). The South American herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal. Monogr. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas **7**: 1-485.

DUELLMAN, W.E. 1982. Quaternary climatic-ecological fluctuations in the lowland tropics: frogs and forests. Pp. 389-402 in G.T. Prance (ed.). Biological diversification in the tropics. Columbia Univ. Press, New York.

DUELLMAN, W.E. 1983. Compresión climática cuaternaria en los Andes: efectos sobre la especiación. Pp. 177-201 in P.J. Salinas (ed.). Zoológico Neotropical. Mérida, Venezuela.

DUELLMAN, W.E. 1987. Patterns of species diversity in anuran amphibians in the American tropics. An. Missouri Botanical Gard. (in press).

DUELLMAN, W.E. y M.S. HOOGMOED, 1984. The taxonomy and phylogenetic relationships of the hylid frog genus *Stefania*. Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas **75**: 1-39.

DUELLMAN, W.E., L.R. MAXSON y C. JESIOLOWSKI. 1987. Evolution in hylid marsupial frogs: immunological evidence. Copeia (in press).

DUELLMAN, W.E. y L. TRUEB. 1966. Neotropical hylid frogs, genus *Smilisca*. Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist. **17**: 281-375.

DUELLMAN, W.E. y L. TRUEB. 1976. The systematic status and relationships of the hylid frog *Nyctimantis rugiceps* Boulenger. Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas **58**: 1-14.

DUELLMAN, W.E. y L. TRUEB. 1983. Frogs of the *Hyla columbiana* group: taxonomy and phylogenetic relationships. Pp. 33-51 in A.G.J. Rhodin y K. Miyata (eds.) Advances in herpetology and evolutionary biology. Mus. Comp. Zool., Harvard University, Cambridge.

DUELLMAN, W.E. y L. TRUEB. 1986. Biology of amphibians. McGraw-Hill Book Co., New York.

ESTES, R. y O.A. REIG. 1973. The early fossil history of frogs: a review of the evidence. Pp. 11-63 in J.L. Vial (ed.). Evolutionary biology of the anurans. Univ. Missouri Press, Columbia.

FOUQUETTE, M.J., Jr. y A.J. DELAHOUSSAYE. 1977. Sperm morphology in the *Hyla rubra* group (Amphibia, Anura, Hylidae), and its bearing on generic status. J. Herpetol. **11**: 387-396.

FROST, D.R. 1985. Amphibian species of the world. Assoc. Systematic Collections, Lawrence, Kansas.

KLAMMER, G. 1971. Uber plio-pleistozane Terrassen und ihre Sedimente imp unteren Amazonasgebiet. Zeit. Geomorph. N.F. **15**: 62-106.

KLUGE, A.G. 1981. The history, social organization, and parental behavior of *Hyla rosenbergi* Boulenger, a nest-building gladiator frog. Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan **160**: 1-170.

MAXSON, L.R. 1976. The phylogenetic status of phyllomedusine frogs (Hylidae) as evidenced from immunological studies of the serum albumins. Experientia **32**: 1149-1150.

MAXSON, L.R. y W.R. HEYER. 1982. Leptodactylid frogs and the Brasilian Shield: an old and continuing adaptive relationship. Biotropica **14**: 10-15.

MAXSON, L.R. and A.C. WILSON. 1975. Albumin evolution and organismal evolution in tree frogs (Hylidae). Syst. Zool. **23**: 1-15.

PRANCE G.T. (ed.). Biological diversification in the tropics. Columbia Univ. Press, New York.

PYBURN, W.F. 1966. Breeding activity, larvae, and relationship of the treefrog *Hyla phaeota cyanosticta*. Southwest Nat. **11**: 1-18.

SAVAGE, J.M. 1982. The enigma of the Central American herpetofauna: dispersals or vicariance? An. Missouri Botanical Gard. **69**: 464-547.

SIMPSON, B.B. 1979. Quaternary biogeography of the high montane regions of South America. Pp. 157-188 in W.E. Duellman (ed.). The South American herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal. Monogr. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas **7**: 1-485.

STEHLI, F.G. y S.D. WEBB. (eds.). 1985. The great American biotic interchange. Plenum Press, New York.

TRUEB, L. 1970. Evolutionary relationships of casque-headed tree frogs with co-ossified skulls (family Hilidae). Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist., **18**: 547-716.

TRUEB, L. y M.J. TYLER. 1974. Systematics and evolution of the Greater Antillean hylid frogs. Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas **24**: 1-60.

TYLER, M.J. 1979. Herpetofaunal relationships of South America with Australia. pp. 73-106 in W.E. Duellman (ed.) The South American herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal. Monogr. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas **7**: 1-485.

VALETON, I. 1973. Laterite als Leithorizonte sur Rekonstruktion tektonischer Vorgange auf den Festlandern. Beispiel: Guianaschild. Geol. Rundschau. **62**: 153-161.

WASSERSUG, R.J. y W.E. DUELLMAN. 1984. Oral structures and their development in egg-brooding hylid frog embryos and larvae: evolutionary and ecological implications. J. Morphol. **182**: 1-37.

ZWEIFEL, R.G. 1964. Life history of *Phrynohyas venulosa* (Salientia: Hylidae) in Panama. Copeia 1964: 201-208.

An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso, 17: 153 - 159, 1986

LA DIVERSIDAD DE LA HERPETOFAUNA EN LA SELVA SUBTROPICAL MISIONERA

JOSE M. GALLARDO

La selva misionera se extiende por gran parte de la provincia de Misiones, República Argentina, la cual se ubica al Noreste del país. En su ubicación Misiones hacia el Norte alcanza los 25°30' S y hacia el Sur los 28°10', mientras que hacia el Este alcanza los 53°40' W y hacia el Oeste los 56°31'; por lo que vemos se halla al sur del Trópico de Capricornio, lo que le da carácter subtropical.

Las condiciones climáticas pueden resumirse de acuerdo a datos meteorológicos de la localidad Puerto Iguazú (158msnm), con un promedio anual de lluvias de 1.438 mm., correspondiendo las máximas precipitaciones al mes de octubre. Pueden darse temperaturas bajo cero de junio a septiembre, con una mínima absoluta registrada de -4°C. En septiembre del presente año (4-IX-1986), hemos comprobado -1°C en el Parque Provincial Islas Malvinas, junto al Arroyo Uruzú.

En los aspectos que hacen a la topografía general y la geología, la provincia de Misiones se halla ubicada entre los ríos Paraná y Uruguay y recorrida longitudinalmente por la Sierra de Misiones (de Santa Ana y del Imán) que determinan la divisoria de aguas hacia las cuencas respectivas de los dos grandes ríos mencionados; al Norte se halla la Sierra de la Victoria, con elevaciones de 643m. y divide la cuencas del río Iguazú de la del Uruguaí. Los afluentes del Paraná, antes de penetrar en él, poseen grandes saltos de agua cerca de su desembocadura, el mayor de ellos es el del Iguazú (60m). Las rocas dominantes son basálticas y su meteorización origina los suelos rojos de tipo latosoles.

La vegetación de tipo selvático cubre gran parte de la provincia y reconoce diversos estratos desde el musgal, el herbáceo, el arbustivo y el arbóreo (con árboles de 30 a 50 m de altura); sobre éstos crecen lianas y diversas epífitas. Todo ello origina variados nichos ecológicos y permite establecer diversas relaciones entre vegetales y animales.

El lugar de trabajo elegido es la Cuenca de río Uruguaí, afluente del Paraná, poco al sur del río Iguazú. Desde 1950 el Museo Argentino de Ciencias Naturales, durante unos quince años, realizó expediciones científicas a dicha área y formó importantes colecciones de la fauna y flora. A partir de septiembre de 1985, a raíz de un convenio entre el Museo y la provincia de Misiones, se han vuelto a intensificar los viajes de estudio a la zona, con el objeto de evaluar la fauna de la Cuenca Media y Alta del río Uruguaí, con miras a establecer un Parque Provincial, a manera de área compensatoria del impacto causado por las obras de la Represa del Uruguaí, actualmente en construcción. La cuenca del río Uruguaí se halla dentro de los Departamentos de Iguazú y de General Manuel Belgrano (en este último se halla la alta cuenca).

CARACTERIZACION DE LA FAUNA MISIONERA DE VERTEBRADOS.

Dos de las características más destacables de las faunas de Vertebrados de la selva misionera son el nomadismo y la concentración, ambas manifestadas por la ocasional oferta de alimentos. Así, con motivo de la caída de los frutos maduros de los árboles, se concentrarán diversos mamíferos como pecaríes, agutíes y otros roedores, también coatíes y otros, acudiendo detrás de ellos grandes predadores como los yaguares, pumas, y otros carnívoros menores; ciertos reptiles (grandes serpientes), pueden predar en esos lugares de concentración. También son motivos de concentración de la fauna los "barreros" por la presencia de Na Cl, donde acuden a lamer la sal los ungulados; o la presencia de "aguadas", con sus "bajadas" a los arroyos, donde beben diversos animales. Tanto en "barreros" como "aguadas" suelen acechar, además de los carnívoros, boas y yacarés; ciertos "refugios" donde se protegen o descansan diversos vertebrados, ya sean ma-

Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia y Carrera de Investigador Científico del CONICET. Casilla de Correo 220 Suc. 5. 1405 Buenos Aires Argentina.

míferos, aves, reptiles o anfibios, pueden ser lugares de caza de otros animales, estos refugios los constituyen los árboles, algunos con sus copas pobladas de hojas, otros secos, o con huecos en las ramas y troncos, o con nidos abandonados de aves; otros refugios son cuevas ("tocos") construídas por mamíferos o aves, ocupadas luego por reptiles (Ofidios, Saurios, Tortugas, y Yacarés) o anfibios; el agua de los ríos o arroyos también constituye un refugio hacia el cual huyen muchos animales en caso de peligro, así ciertos roedores tienen cuevas, mientras otros se lanzan al agua. En relación al nomadismo se dan dos modalidades: una gran movilidad como sucede en los Ungulados (corzuelas, tapires, pecaríes), Primates (carayás y caí) y Carnívoros (gatos y zorros), así como las aves; otros son lentos, como los perezosos y los coendúes.

En cuanto a la oferta de alimento es por épocas, limitada o abundante estacionalmente, es lo que sucede con los Insectos (capturados principalmente por aves, monos, anfibios y saurios). Esta oferta de insectos suele estar formada por Ortópteros (comedores de hojas o predadores); Lepidópteros (con larvas comedoras de hojas); Coleópteros, Cerambicidae (con larvas xilófagas) y otras 15 familias que son capturadas por aves; Hemípteros (que se alimentan de savia vegetal, de sangre de animales o son predadores); Homópteros (de savia); Himenópteros (frecuentemente consumidores de néctar y polen los adultos mientras que sus larvas suelen ser alimentadas con otros insectos y arácnidos); insectos con larvas acuáticas como los Odonata y Neuróptera. Otros artrópodos como Arácnidos y Crustáceos, Miriápodos; entre los insectos sociales como los Formicidae son capturados frecuentemente, así como Isópteros (termites), en sus vuelos nupciales. Otra oferta son los frutos maduros y sus semillas, de ciertos árboles como ya se ha mencionado, pero además se da el caso de la maduración cada tantos años de las tacuaras y de las araucarias, seguidas éstas por la abundancia de roedores en la "ratadas" y su subsiguiente concentración de predadores. En especial ranas y roedores constituyen las especies "forrajeras" de muchos vertebrados. Otras especies se dedican al pastoreo de hierbas y al ramoneo de arbustos: tapir, corzuelos, paca, tapetí, entre otros; todo ello en mayor o menor grado tiene su impacto en la abundancia de Reptiles y Anfibios que dependen directamente de la oferta de presas (caso de los grandes y medianos Reptiles) o de la acumulación de excrementos con la secuela de Dípteros y Coleópteros coprófagos (aprovechados por Saurios y Anfibios).

DIVERSIDAD DE LA HERPETOFAUNA.

La selva misionera en sí es una extensión de las selvas del Sudeste de Brasil y conjuntamente con ello también las faunas están relacionadas. La herpetofauna misionera muestra una disminución de la diversidad, comparada con la del Sudeste de Brasil; así Cochran (1956) cita para el área, entre especies y subespecies de Anfibios, unas 150 formas, de las cuales sólo 48 especies han sido halladas en Misiones, pero la disminución de la batracofauna continúa hacia el Sur registrándose cerca de Buenos Aires unas 20 especies y hacia el Sudoeste de la provincia de Buenos Aires, solamente 5 especies.

Como resultado de los estudios que se realizan en la provincia de Misiones (República Argentina) se ha registrado una lista de 48 especies de Anfibios: Anuros (6 familias) y Gymnophiona (2 familias) y 71 especies de Reptiles: 18 Saurios (6 familias), 45 Ofidios (6 familias), 6 Quelonios (3 familias) y 2 Crocodilios (1 familia).

LISTA SISTEMATICA DE ANFIBIOS DE LA SELVA MISIONERA

ORDEN *ANURA*

Familia : Bufonidae
B. paracnemis
B. ictericus
B. crucifer
B. rufus
Melanophryniscus tumifrons
M. stelzneri montevidensis

Familia : Leptodactylidae
Crossodactylus schmidti
C. dispar
Proceratophrys bigibbosa
Leptodactylus gracilis
L. geminus
L. fuscus
L. mystacinus
L. latinasus
L. podicipinus
L. ocellatus
L. labyrinthicus
Physalaemus cuvieri
P. gracilis
P. biligonigerus
Limnomedusa macroglossa
Odontophrynus americanus
Ceratophrys ornata
Pseudopaludicola falcipes

Familia : Microhylidae
Dermatonotus muelleri
Elaschistocleis ovalis
E. bicolor

Familia : Pseudidae
Pseudis paradoxus platensis
Lysapsus mantidactylus

Familia : Hylidae
Phyllomedusa iheringi
Phrynohyas venulosa
Hyla faber
H. pardalis
H. albopunctata
H. claresignata
H. pulchella pulchella
H. polytaenia
H. squalirostris
Ololygon (Hyla) acuminata
O. (Hyla) fuscovaria
O. (Hyla) x-signata nasica
Hyla minuta
H. nana sanborni
Osteocephalus langsdorfii
Aplastodiscus perviridis

Familia : Centrolenidae
Centrolenella uranoscopa

ORDEN *APODA*
Familia : Caeciilidae
Siphonops paulensis

Familia : Tiphlonectidae
Chtonerpeton indistinctum

LISTA SISTEMATICA DE REPTILES DE LA SELVA MISIONERA

ORDEN *SQUAMATA*
Suborden: *Lacertilia*
Familia : Gekkonidae
Phyllopezus pollicaris

Familia : Iguanidae
Polychrus acutirostris
Aptycholaemus longicauda
Prototretus azureus
Tropidurus catalanensis
T. hispidus

Familia : Anguidae
Ophiodes intermedius
O. yacupoi

Familia : Teiidae
Tupinambis teguixin
Ameiva ameiva
Cnemidophorus ocellifer
Teius teyou teyou
Pantodactylus schreibersi

Familia : Amphisbaenidae
Amphisbaena darwinii
A. mertensii
A. prunicolor
Leposternon microcephalum

Familia : Scincidae
Mabuya dorsovittata
M. frenata

Suborden: *Ophidia*
Familia : Typhlopidae
Helminthphis ternetzii
Typhlops reticulatus

Familia : Leptotyphlopidae
Leptotyphlops albifrons

Familia : Boidae
Epicrates cenchria crassus
Eunectes notaeus
Boa constrictor constrictor

Familia : Colubridae
Helicops carinicauda
H. leopardina
Drymobius bifossatus
Spilotes pullatus
Leptophis ahaetulla
Chironius bicarinatus
Leimadophis poecilogyrus
Lygophis flavifrenatus
Hydrodynastes gigas
Lystrophis semicinctus
L. dorbignyi
Liophis jaegeri
L. anomalus
L. miliaris
Sibynomorphus turgidus
S. ventrimaculatus
Dipsas indica
Imantodes cenchoa
Vaglerophys merremii
Leptodeira annulata
Erythrolamprus aesculapii
Oxyrhopus rhombifer
O. calathratus
O. trigemina
Thamnodynastes strigatus
T. strigillis
Tomodon dorsatus
T. ocellatus
Philodryas aestivus
P. olfersii
P. patagoniensis
Elapomorphus bilineatus
Clelia clelia plumbea

Familia : Elapidae
Micrurus corallinus
M. frontalis altirrostris
M. frontailis baliocoryphus

Familia : Crotalidae
Bothrops alternata
B. neuwiedii
B. jararaca
B. atrox
B. cotiara
B. jararacussu
B. moojeni
Crotalus durissus terrificus

ORDEN *CHELONIA*

Familia : Emydidae
Pseudemys dorbigni dorbigni

Familia : Testudinidae
Geochelone carbonaria

Familia : Chelydae
Hydromedusa maximiliani
H. tectifera
Phrynops hilarii
P. williamsi

ORDEN *CROCODILIA*

Familia : Aligatoridae
Caiman latirostris latirostris
C. crocodilus yacare

Su distribución de acuerdo a sus habitat es: terrícolas y subterráneos 48.9% de Anfibios, 67.06% de Saurios, 60% de Ofidios; acuáticos, 14.74% de Anfibios y 13.78% de Ofidios; arborícolas, 36.36% de Anfibios, 32.44% de Saurios y 26.22% de Ofidios. Con respecto a Quelonios y Crocodilios, en los primeros el 16.67% es terrestre y el 83.33% acuático, mientras que el segundo el 100% acuático.

Considerando los totales de Anfibios y Reptiles (119 especies) en la herpetofauna de Misiones hay un 52.38% de especies terrestres, 16.12% de acuáticas. y 30.50% de arborícolas, lo que indica un importante porcentaje de estas últimas, si bien priman las terrestres.

Otros factores de diversidad a tener en cuenta son los derivados del régimen de alimentación y las estrategias de caza, así los Anfibios capturan en especial artrópodos, moluscos, anélidos y vertebrados pequeños, mientras que sus larvas consumen principalmente vegetales; los Saurios tienen una dieta animalívora similar, en cuanto a vegetales algunas especies consumen hojas y frutos; en los Ofidios encontramos que 9 especies pueden consumir artrópodos; 6, moluscos; 5, anélidos; 8, peces; 20, anfibios; 6, ofidios; 11 saurios; 9, aves y 18, mamíferos, siendo los grupos más predados por los Ofidios los anfibios, los mamíferos y los saurios; serpientes del género *Leptodeira* comen los huevos en los nidos de hojas de *Phyllomedusa*. En cuanto a los Quelonios las 6 especies citadas tienen en su régimen, en diversa medida, componentes vegetales y animales; los Crocodilios son animalívoros y según su edad consumen artrópodos, moluscos, peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos.

HABITAT Y TIPO DE ALIMENTO

1.- Subterránea:
Typhlopidae: artrópodos
Leptotyphlopidae: artrópodos

2.- Subterránea - terrestre:
Elapomorphus bilineatus: ofidios
Micrurus corallinus: reptiles
M. frontalis altirrostris: reptiles

3.- Terrestre:
Lygophis flavifrenatus: artrópodos
Lystrophis dorbignyi: anfibios, ofidios y lombrices.
Liophis jaegeri : anfibios
L. anomalus: anfibios, peces, artrópodos y lombrices
Waglerophys merremi: anfibios, saurios, ofidios y artrópodos
Leptodeira annulata: anfibios y saurios
Erythrolamprus aesculapii : ofidios
Oxyrhopus rhombifer: saurios y lombrices
Thamnodynastes strigatus: anfibios
T. strigilis
Tomodon dorsatus: moluscos, artrópodos y lombrices
T. ocellatus: moluscos y artrópodos
Philodryas patagoniensis: mamíferos, aves, reptiles y anfibios.
Clelia clelia plumbea: ofidios
Bothrops alternata: mamíferos
B. neuwiedii: mamíferos, aves, saurios, anfibios y artrópodos
B. jararaca: mamíferos
B. atrox: mamíferos
B. cotiara: mamíferos
B. jararacussu: mamíferos
B. moojeni: mamíferos
Crotalus durissus: mamíferos

4.- Acuática - Terrestre:
Leimadophis poecilogyrus: peces, anfibios, saurios y mamíferos
Liophis miliaris: peces y anfibios

5.- Acuática:
Eunectes notaeus: peces, anfibios, mamíferos, aves y reptiles
Helicops leopardina: peces, anfibios y mamíferos
H. carinicauda: peces, anfibios y mamíferos
Hydrodynastes gigas: peces, anfibios, ofidios, aves y mamíferos

6.- Acuática - Arborícola:
Drymobius bidossatus: ofidios, anfibios, saurios, aves y mamíferos

7.- Arborícola - Terrestre:
Boa constrictor constrictor: aves y mamíferos
Philodryas aestivus: anfibios
P. olfersii: anfibios y aves

8.- Arborícola:
Epicrates cenchria crassus: aves y mamíferos
Spilotes pullatus: peces, anfibios, saurios, aves y mamíferos
Leptophis ahaetulla: anfibios y saurios
Chironius bicarinatus: anfibios
Sibynomorphus turgidus: moluscos
S. ventrimaculatus: moluscos, artrópodos y lombrices
Dipsas indica: moluscos
Imantodes cenchoa: moluscos

Como adecuación de las especies de Ofidios al ambiente y a su habitat, encontramos 13 especies de coloraciones crípticas, 2 especies aposématicas, 8 especies crípticas y aposemáticas, 18 especies pseudoaposemáticas: 4 especies hacia las corales *(Micrurus)* y 14 especies hacia las yararás *(Bothrops)*. Podemos afirmar que existe una relación entre la coloración y el tamaño de los Anfibios y Reptiles de modo a cierto tamaño suele corresponder determinada coloración críptica (caso de *Tupinambis* y otros Teiidae).

COLORACION:

- Crípticas:
  Epicrates cenchria crassus
  Eunectes notaeus
  Boa constrictor constrictor
  Leimadophis poecilogyrus
  Liophis jaegeri
  L. miliaris
  Thamnodynastes strigilis
  T. strigatus
  Philodryas aestivus
  P. ofersii
  P. patagoniensis
  Clelia clelia plumbea
  Leptophis ahetulla

VENENOSAS:

- Aposemáticas:
  Micrurus corallinus
  M. frontalis altirrostris

- Crípticas y aposemáticas:
  Bothrops alternata
  B. neuwiedi
  B. jararaca
  B. atrox
  B. cotiara
  B. jararacussu
  B. moojeni
  Crotalus durissus

- Pseudoaposemáticas hacia corales (Falsas corales):
  Helicops carinicauda
  H. leopardina
  Oxyrhopus rhombifer
  Erythrolamprus aesculapii

- Pseudoaposemática hacia yarará (Falsas yarará):
  Drymobius bifossatus
  Spilotes pullatus
  Leimadophis poecilogyrus
  Liophis anomalus
  Hydrodynastes gigas
  Lystrophis dorbignyi
  Sibynomorphus turgidus
  S. ventrimaculatus
  Dipsas indica
  Imantodes cenchoa
  Waglerophis merremi
  Leptodeira annulata
  Tomodon dorsatus
  T. ocellatus

Diversas estrategias de reproducción presentan los Reptiles, así ciertos grupos como los Crocodilios y Quelonios son exclusivamente ovíparos y deben construir sus nidos a resguardo de posibles inundaciones. De los Saurios y Ofidios muchos géneros son ovíparos de modo que deben también evitar las inundaciones. Tal el caso de los Saurios de las familias Teiidae, Iguanidae y Amphisbaenidae, en cambio en los Scincidae (*Mabuya*) y Anguidae (*Ophiodes*) tienen especies ovovivíparas, lo que las pone a resguardo de inundaciones. Entre los Ofidios, diversos géneros de culebras como *Liophis, Leimadophis, Lystrohis* y *Philodryas* poseen especies ovíparas, mientras que otras especies como *Helicops, Tomodon* y *Thamnodynastes* son ovovivíparas, así como los Crotalidae y Boidae como *Boa* (en grado diverso). Algunos Ofidios ovíparos poseen huevos en hormigueros de varias especies de *Acromyrmex* como *Philodryas patagoniensis, Clelia, Lygophis flavifrenatus, Liophis jaegeri, Elapomorphus bilineatus, Micrurus frontalis altirostris* y además de Amphisbaenidae y Teiidae (*Teius teyou*), donde el microclima del hormiguero favorece el desarrollo embrionario.

La predación sobre la herpetofauna puede considerarse otro factor de diversidad, así por acción de algunos artrópodos como arácnidoss e insectos que comen especialmente huevos y larvas de los *Leptodactylus* del grupo *Cavícola;* algunas arañas (*Migalomorpha*) pueden también capturar pequeños ofidios. Hay avispas del género *Polistes* que atacan los nidos de espuma y comen los renacuajos de algunos Leptodactylidae. Entre los Vertebrados, los Peces (Siluriformes y Characidae) pueden capturar especialmente anfibios. Otros anfibios y Reptiles también producen cierto impacto en la herpetofauna: especies de *Bufo* y *Leptodactylus* actúan canibalísticamente con respecto a otros -anfibios y también pueden incluir en su dieta *Amphisbaena* y culebras; los Crocodilios *(Caiman)* comen ofidios; varias serpientes son ofiófagas; las tortugas acuáticas comen ranas y sus larvas. Entre las Aves se han citado los Rheiformes y Tinamiformes con alguna predación sobre saurios y ofidios; entre los Ciconiformes, en especial Ciconidae y Ardeidae, actúan como predadores de anfibios y reptiles (saurios y ofidios); Anseriformes capturan larvas de anfibios y ofidios; Charadriformes pueden alimentarse de pequeñas serpientes y renacuajos; Gruiformes de anuros (adultos y larvas) y saurios; Falconiformes, varias especies de Falconidae y Accipitridae capturan ranas, lagartijas y culebras; Cuculiformes capturan anfibios, saurios y ofidios; Piciformes (Rhamphastidae) capturan lagartos; Passerformes, con algunas familias como Tyrannidae, Icteridae y Cyclarhidae comen anfibios y saurios. Entre los Mamíferos: Marsupiales (Didelphidae) pueden incluir herpetofauna en su dieta; Edentados, se han mencionado Dasypodidae; Carnívora, gatos y cánidos que capturan lagartos y ranas; Quirópteros, algunas formas capturan ranas, aunque no se han hallado aún en Misiones.

Resumiendo, podemos decir que está en directa relación la diversidad faunística con los nichos disponibles en el ecosistema selváti-

co, siendo especialmente importantes aquellos condicionados por: a) los tipos de alimentos; b) estrategias de caza; c) refugios temporarios; d) habitat; e) ubicación estratificada en la vegetación; f) horas y estaciones de actividad, diarias y anuales; g) épocas y estrategias de reproducción.

PRESION HUMANA

Se manifiesta por la caza y la pesca de Crocodilios, Quelonios, grandes ofidios y lagartos (Tupinambis), con utilización de cueros y, en menor medida, en la alimentación y otros usos (medicinales, etc.).

La herpetofauna sufre además diversos *Impactos ecológicos* por las modificaciones ambientales producidas por el desmonte, los incendios o "rozados" en las prácticas de la agricultura, la forestación, la ganadería. Además debe agregarse la acción de los plaguicidas y la contaminación producida por los efluentes industriales y urbanos. La forestación con coníferas y eucaliptus crea condiciones de uniformidad ecológica, desplazando muchas especies que requieren la diversidad de la selva, transformando el área en un monocultivo; la producción simultánea de gran cantidad de semillas de las coníferas, puede traer como consecuencia la proliferación de Roedores y consecuentemente de Ofidios predadores de éstos; la sucesión vegetal en la que entran las capueiras permiten que vivan otras especies diferentes a las de la selva, lo que crea otra diversidad faunística. Otros impactos son la mortandad ocasionada por los vehículos en los caminos, en especial para los Anfibios y Serpientes. Las grandes obras de ingeniería, como los embalses, crean grandes zonas modificadas con la destrucción de la selva y la inundación del área, además la herpetofauna del perilago es diferente y menos variada que la de la selva, es decir disminuye la diversidad al comparar una con la otra, aunque en total aumenta ya que existirán dos herpetofaunas, la del perilago y la de la selva. Las especies de Anfibios más ligadas al perilago son *Bufo crucifer, Bufo paracnemis, Leptodactylus ocellatus, Odontophrynus americanus, Physalaemus cuvieri, Ololygon (hyla) fuscovaria*, mientras que otras son exclusivamente selváticas como *Crossodactylus dispar, C. schmidti, Proceratophrys bigibossa, Hyla faver, Hyla polytaenia, Aplastodiscus perviridis* entre otras. Los caminos pueden causar drenajes impedidos con la aparición de pantanos y lagunas favorables para ciertos Anfibios y Reptiles (Ofidios, Quelonios y Crocodilios).

La transcendencia del impacto ecológico la comprenderemos mejor si tenemos en cuenta la importancia ecológica de los Anfibios y Reptiles como componentes de las cadenas tróficas que contribuyen al reciclaje de los nutrientes, lo que resulta vital en los ecosistemas selváticos. La rápida degradación de la materia orgánica está en interrelación con las relativamente frecuentes estrategias de reproducción con desarrollo fuera del agua, es decir prescinden de la etapa de alimentación vegetal durante el desarrollo de los Anfibios, con formas no tradicionales o convencionales de desarrollo larval. La rápida degradación de la materia orgánica lleva a la oligotrofía acuática, de ahí la relación con las estrategias no convencionales de reproducción, que reducen las etapas de desarrollo larval acuático. La hembra aporta en "dote" más vitelo y produce una menor cantidad de huevos. En otras selvas sudamericanas, tal lo que sucede en diverso grado en *Eleutherodactylus, Gastrotheca, Pipa, Phyllobates; Phyllomedusa iheringi y Phrynoyas venulosa,* así como las especies del grupo *cavícola* y otros *Leptodactylus* (6 especies), *Hyla faber, Centrolenella uranoscopa*,un total de 10 especies en la fauna de Misiones sobre un total de 48 especies tienen un 21,28% con desarrollo "no tradicional". Otro aspecto es el control de las plagas de insectos (por medio de los Anfibios y Saurios) y de roedores (por diversos Reptiles, pero en especial los Ofidios).

La superposición parcial de los nichos ecológicos puede derivar en competencia por el alimento, el uso del espacio favorecido por la estratificación de la vegetación, pero esta competencia es disminuída por el diverso habitat utilizado por las distintas especies y por los lugares de reproducción (en especial en los Anfibios) y lugares de predación. El uso del tiempo disminuye la competencia, ya sea por actuar a diferente hora del día (reproducción nocturna de muchos anfibios, jaqueada por la predación por *Leptodactylus ocellatus*) o diferentes estaciones del año (*Physalaemus* en invierno), lo que evita la saturación de los ambientes en el desarrollo larval.